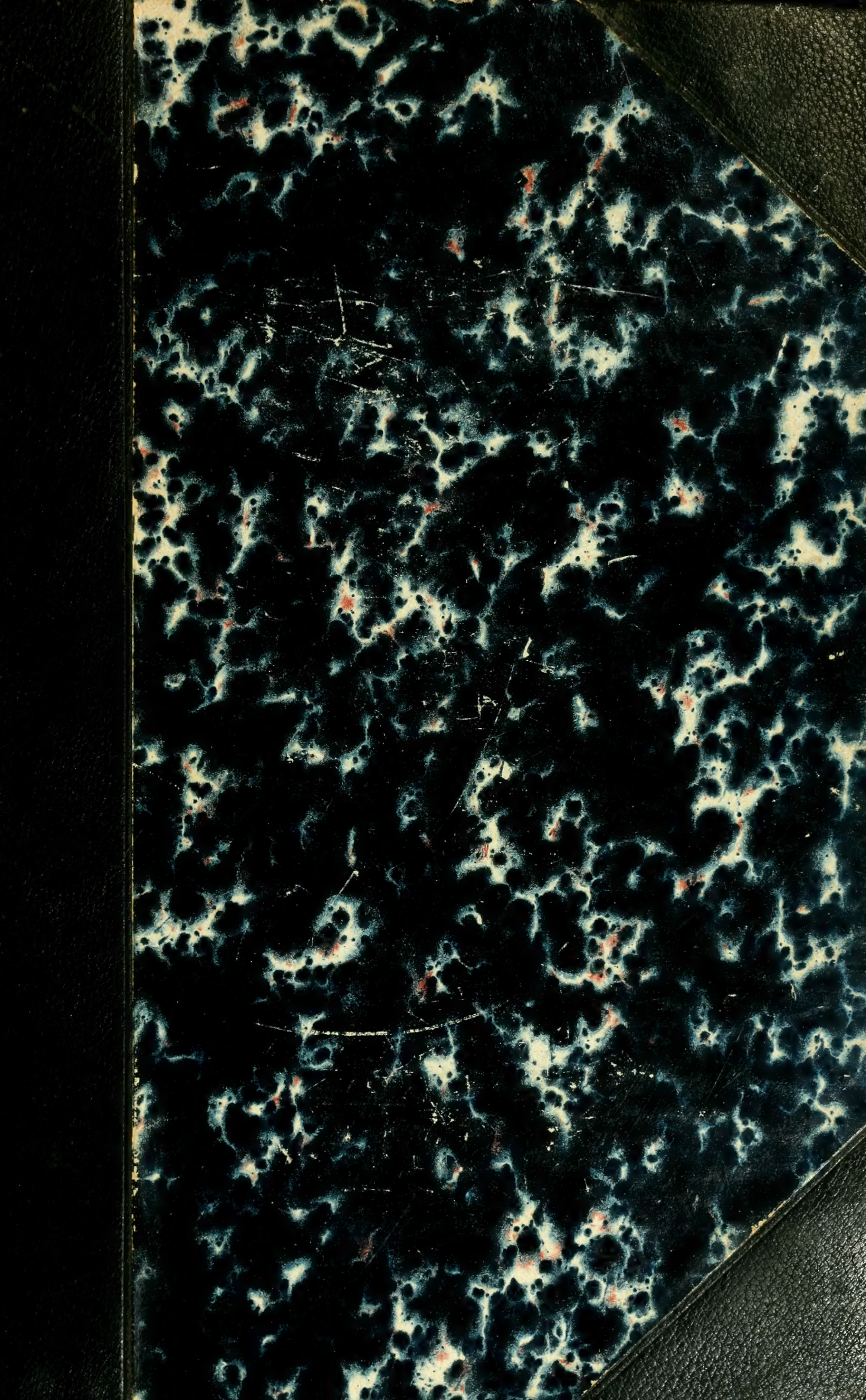
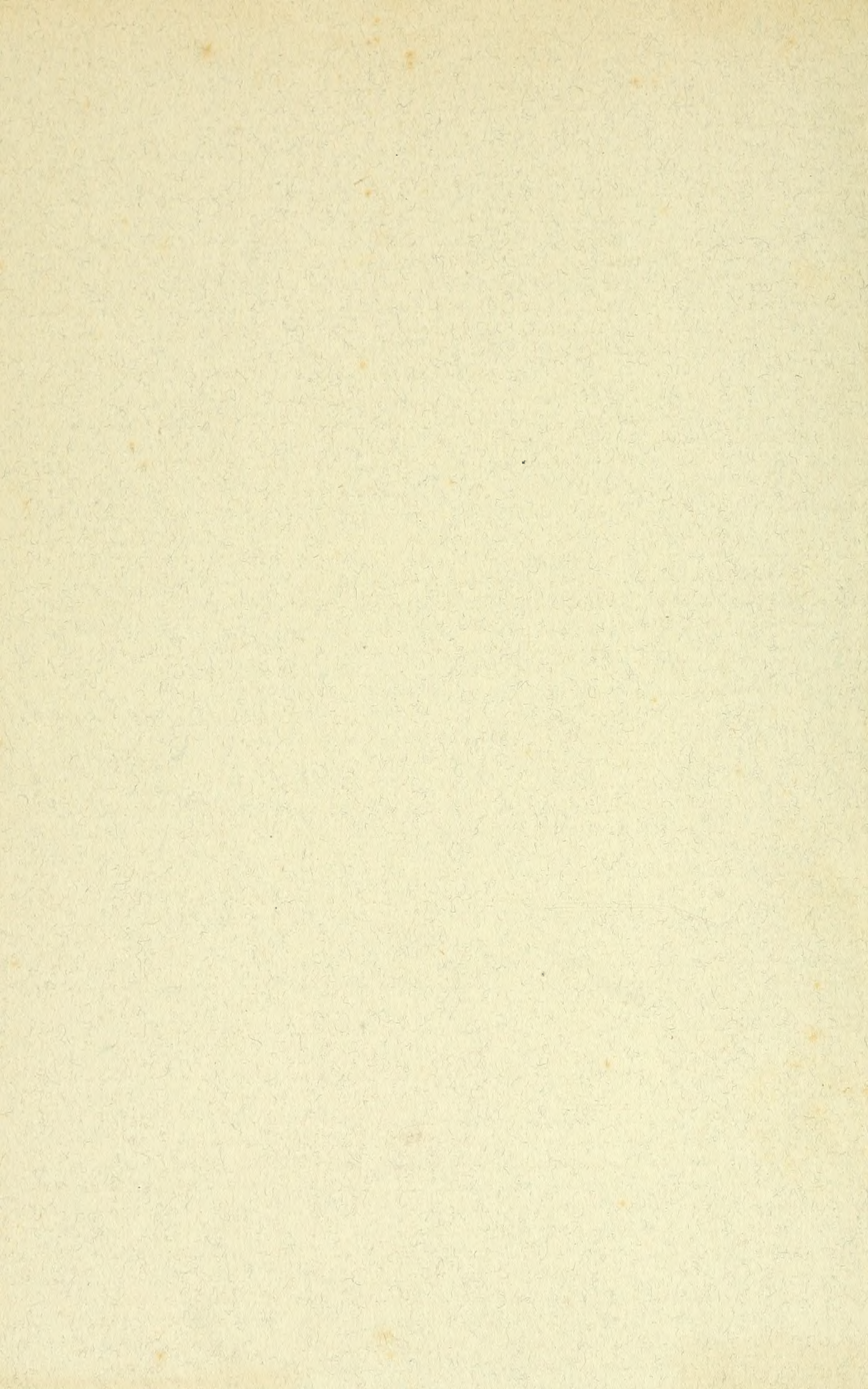
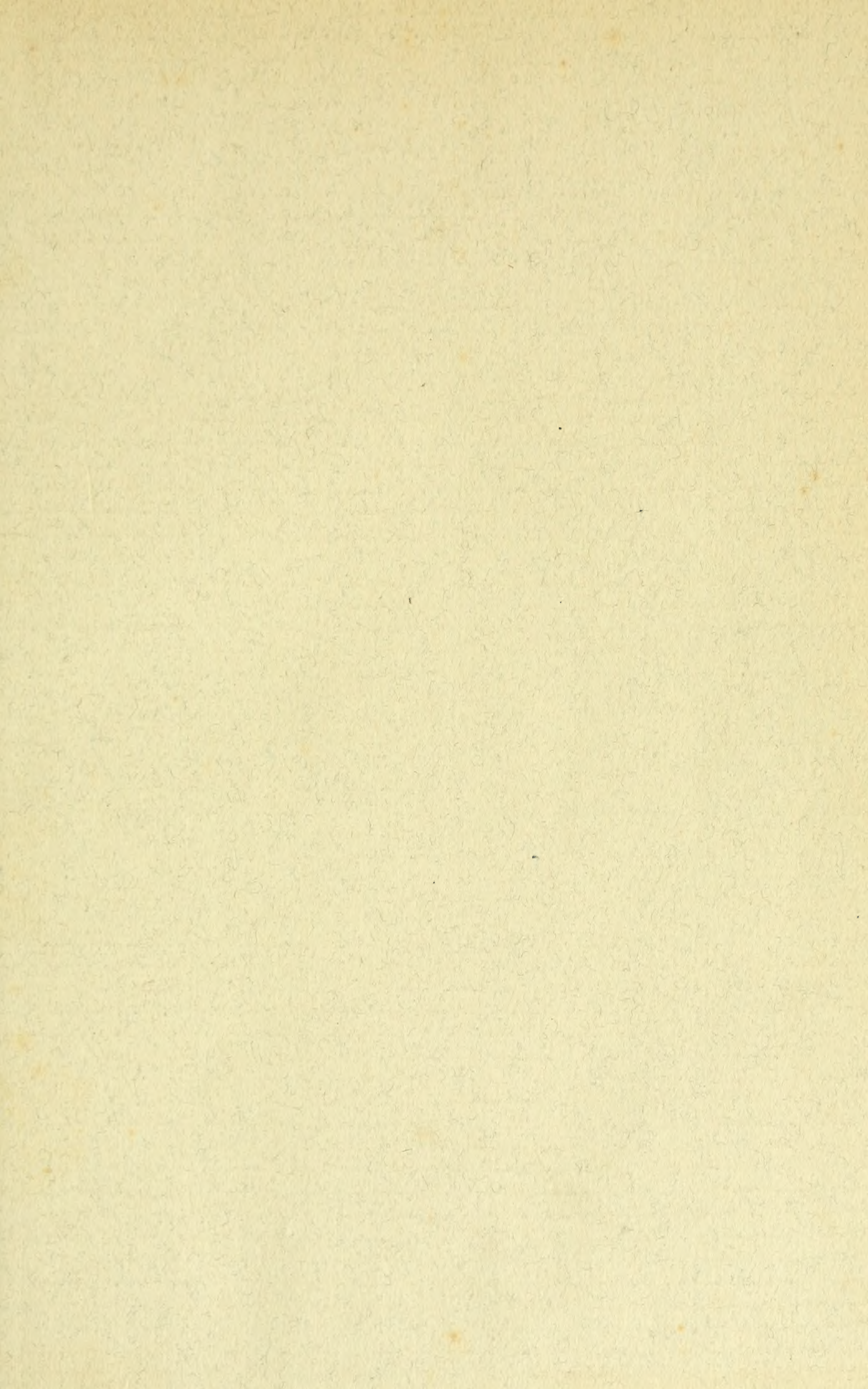
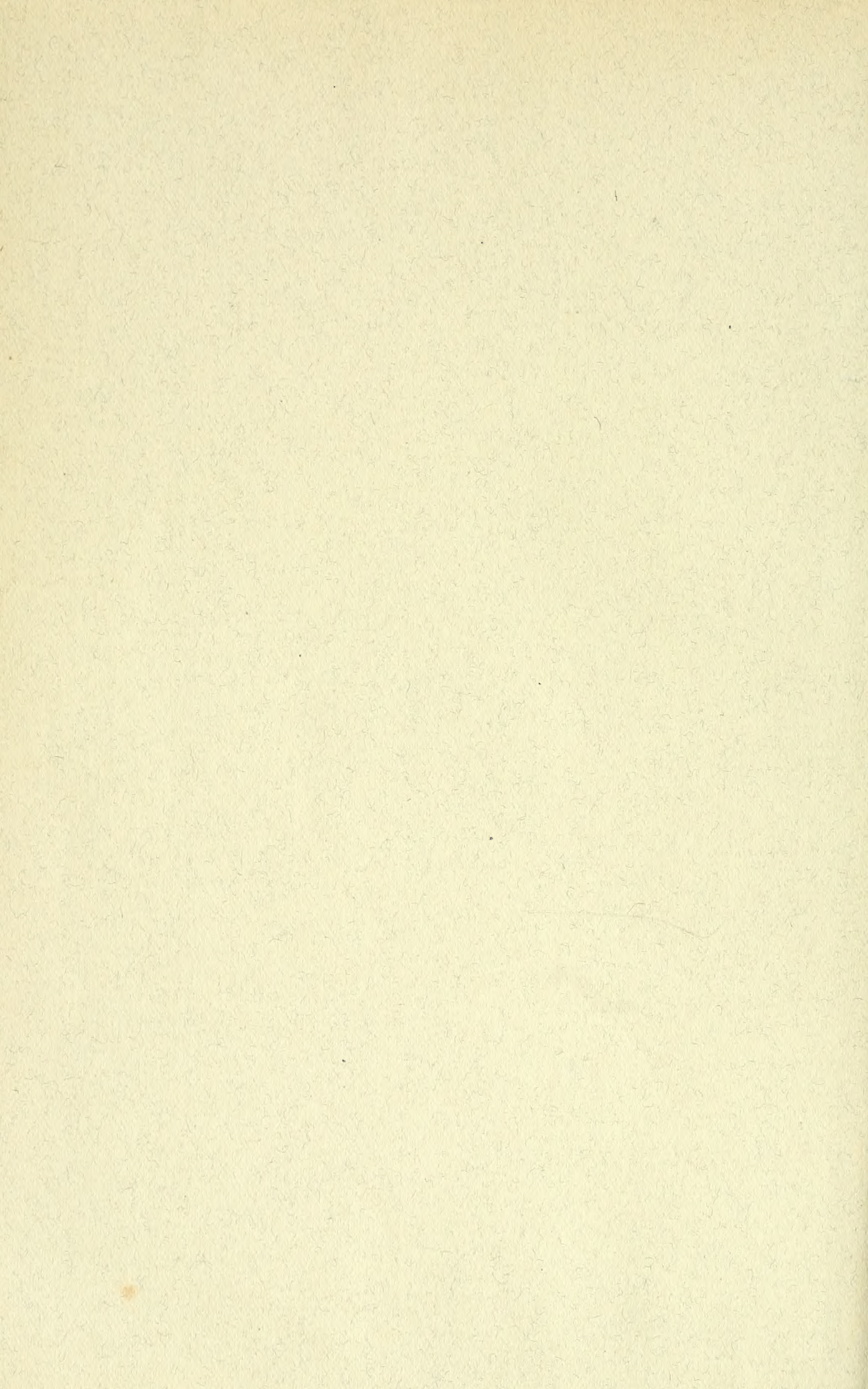












Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

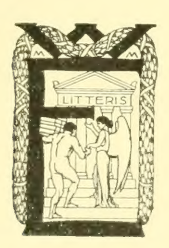
herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Neunundneunzigster Band

Mit 195 Figuren im Text und 22 Tafeln



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1912

Inhalt des neunundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 28. November 1911

Zweites Heft

Ausgegeben den 28. November 1911

Drittes Heft

Ausgegeben den 13. Februar 1912

Viertes Heft

Ausgegeben den 27. Februar 1912



Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela des Ostens der Vereinigten Staaten von Amerika.

Mit Nachträgen zu den

„Marinen Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas“.

Mit Unterstützung der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien (aus der Erbschaft TREITL) bearbeitet.

Von

L. v. Graff

(Graz).

Mit 6 Figuren im Text und Tafel I—VI.

Inhaltsverzeichnis.

— —

Als ich am 1. August 1906 mein Manuskript der *Rhabdocoelida* für das »Tierreich« bis zu diesem Tage vervollständigt, und mir eine Übersichtstabelle der geographischen Verbreitung dieser Tiergruppe angefertigt hatte, war ich sehr erstaunt zu finden, daß aus dem großen, so mannigfaltige Lebensbedingungen und eine reiche Küstenentwicklung darbietenden Gebiete der Vereinigten Staaten von Amerika von den bis dahin in der Literatur verzeichneten 43 *Acoela* bloß zwei sichere und zwei unsichere Arten, von 323 *Rhabdocoela* bloß 22 sichere und neun unsichere und von 77 *Alloeocoela* sogar bloß drei unsichere Arten bekannt waren.

Der daraus entspringende Wunsch, einige Monate dem Studium der nordamerikanischen Turbellarienfauna widmen zu können, ging 1907 durch die Munifizenz der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien in Erfüllung, und ich habe mich zu diesem Zwecke vom 13. Mai bis Ende Juni in Rochester N. Y., dann in Cold Spring Harbor, Long Jsland, N. Y., und in Woods Hole, Mass. bis 17. August aufgehalten.

Es ist meine Pflicht, in erster Linie der Hohen Kais. Akademie meinen tiefsten Dank für die bewilligte Subvention auszusprechen und dann für die kollegiale Herzlichkeit der Aufnahme und die unbegrenzte Liberalität, mit der Arbeitsräume und Forschungsbehelfe zu meiner Verfügung gestellt wurden, zu danken: den Herren Professoren Ch. W. Dodge, Vorstand des Zoologischen Laboratoriums der Universität Rochester[1], Ch. B. Davenport, Direktor des Biological Laboratory und der Station for Experimental Evolution in Cold Spring Harbor auf Long Island und den Direktoren des Marine Biological Laboratory, dem leider seither verstorbenen Ch. O. Whitman und Frank R. Lillie — sowie allen den andern Kollegen, mit denen ich die unvergeßlichen, und an geistiger Anregung so reichen Tage in wissenschaftlichen Arbeitsstätten der U.S.A. verbracht habe.

[1] Diesen Ort wählte ich für meine Süßwasserstudien deshalb, weil in der Monroe County die erste Spezialarbeit über nordamerikanische Turbellarien, jene Sillimans (*19*) entstanden ist. Ich darf bei dieser Gelegenheit hervorheben, daß ich den Genannten als einen sehr gewissenhaften Beobachter schätzen lernte.

Wie aus dem folgenden ersichtlich sein wird, habe ich die reichste Ausbeute in Rochester und Woods Hole gefunden — Cold Spring Harbor ist sehr arm an Rhabdocoeliden und von der freundlichen Einladung Prof. J. S. KINGSLEYS nach Harpswell, wo diese Turbellariengruppe vermutlich (s. 22, pag. 2596) noch reicher vertreten sein dürfte als bei Woods Hole, konnte ich leider keinen Gebrauch mehr machen[1].

Die bisher noch nicht publizierten, während meiner Reisen in den Jahren 1902 und 1903 angestellten Beobachtungen an Alloeocoelen, füge ich in den letzten Abschnitt dieser Arbeit ein, welche demnach zugleich den III. Teil der »Marinen Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas« (*19* u. *20* des Literaturverzeichnisses) bildet.

I. Acoela.

Bisher waren aus den U.S.A. die folgenden vier Arten bekannt.

Aphanostoma diversicolor Örst. wurde von VERRILL[2] bei Newport (Narragansett-Bay, R. J.) gefunden.

A. olivaceum Verrill[3]. Diese Art habe ich, da von ihr wenigstens die beiden Geschlechtsöffnungen bekannt sind, als *spec. dubia* zu den *Convolutidae* gestellt[4]. VERRILL fand sie bei Provincetown Mass. (Cap Cod). GARDINER (*9*, pag. 161) erwähnt, ein grünes *Aphanostoma* (?) bei Woods Hole gefunden zu haben, das vielleicht mit dieser Art identisch ist.

A. aurantiacum Verrill[5]. Diese Art ist ganz ungenügend beschrieben, so daß ich sie (*21*, pag. 31) in den Anhang zu den *Acoela* einreihen mußte. VERRILL fand sie bei Newport R. J.

[1] Von meinen Studien in Amerika habe ich eine summarische Übersicht vor dem VII. Internationalen Zoologenkongreß in Boston 1907 vorgetragen, das im Separatabdruck (*23*) 1910 ausgegeben wurde. Diese Publikation deckt sich, da sie vor dem völligen Abschluß meiner Arbeit und ohne Zuhilfenahme der Literatur geschrieben werden mußte, nicht überall mit den Angaben dieser Arbeit, was aber insofern wenig bedeutet, als die dort publizierten Namen als nomina nuda für die Systematik ohnedies nicht in Betracht kommen.

[2] (*53*, pag. 129, tab. XLII, fig. 8).

[3] (*53*, pag. 130, tab. XLII, fig. 9).

[4] *21*, pag. 31. In der Tabelle zur Bestimmung, welche ich in BRONNS Klassen und Ordnungen (*22*, pag. 1980) gegeben habe, steht fälschlich Aphanostomidae statt Convolutidae.

[5] (*53*, pag. 129, tab. XLII, fig. 1).

Polychoerus caudatus Mark. E. L. Marks ausgezeichnete Beschreibung (*40*) war nach bei Woods Hole gefundenen Exemplaren gemacht und Verrill (*53*, pag. 131, tab. XLI, fig. 11—11*a*, tab. XLIII, fig. 6—10) gab zahlreiche neue Fundorte, während Gardiner (*9* u. *10*) die Eibildung und Entwicklung studierte.

Ich habe außer den in vorstehendem als erste und als letzte genannten nur noch zwei Acoelenarten beobachtet. Für diese müssen aber, da sie sehr merkwürdige, bisher noch unbekannte Organisationsverhältnisse aufweisen, neue Gattungen aufgestellt werden. Dies beweist aufs neue, daß wir erst am Anfange unsrer Kenntnis der *Acoela* stehen.

Aphanostoma diversicolor Örst.

fand sich ziemlich häufig bei Woods Hole zwischen den Ulven des Eels pond und des Little harbor. Die größten Exemplare mit legereifen Eiern waren 0,6 mm lang. Zu der im »Tierreich« (*21*, pag. 12) gegebenen Beschreibung sei folgendes hinzugefügt. Neben typisch gefärbten fanden sich auch einige geschlechtsreife Exemplare, welche der violetten Pigmentzellen ganz entbehrten. Das gelbe Pigment findet sich in den Parenchymzellen nicht bloß in Form von Körnchen, sondern auch in sehr hellgelber Lösung, und zwar überwiegt bald das körnige bald das gelöste Pigment, im ersteren Falle ist der gelbe Farbenton viel intensiver, dunkler.

Polychoerus caudatus Mark.

Diese Form fand sich spärlich auf der Unterseite von leeren Muschelschalen und glatten Steinen bei Cold Spring Harbor sowie am Strande von Center Island, massenhaft dagegen bei Woods Hole, wo ich sie am bequemsten auf den Ulven des Little Harbor sowie auf Seegras vor dem Hotel Breakwater sammeln konnte[1]. Ich brachte eine große Menge von konservierten Exemplaren in allen Größen zusammen und übergab sie Herrn Dr. L. Löhner zur histologischen Bearbeitung. Während diese unter der Leitung Prof. Dr. L. Böhmigs ausgeführt wurde, bearbeitete ich die Anatomie der folgenden als *Anaperus gardineri* zu bezeichnenden

---

[1] Wie mir Prof. C. M. Child mitteilte, soll *P. caudatus* indessen auch bei dem Hopkins Seaside Laboratory in Pacific Grove, Cal., gefunden worden sein. Indessen muß diese Nachricht mit Vorsicht aufgenommen werden, da diese Art leicht mit der folgenden verwechselt werden kann.

Art und nahm — um eine gegenseitige Beeinflussung in der Auffassung des Baues der weiblichen Gonaden zu vermeiden — von Löhners Arbeit (*38*) erst nach ihrem Erscheinen Kenntnis, als die Tafeln mit meinen Abbildungen der letztgenannten längst fertiggestellt waren.

Anaperus gardineri [1] nov. gen., n. sp.

Taf. I und Taf. II, Fig. 1—4.

Ich habe diese Form, bevor ich ihre Organisation auf Schnittserien untersucht hatte, für eine neue Art der Gattung *Amphiscolops* [2] gehalten und sie dementsprechend (*23*, pag. 2) bezeichnet. Sie unterscheidet sich aber anatomisch so sehr von den, dieser Gattung zugehörigen Arten, daß für sie eine neue Gattung (s. unten) gebildet werden muß. Ich fand sie bei Woods Hole zusammen mit *Polychoerus caudatus*, doch scheint sie mehr als diese Art sich gerne im Sande der Ulven- und Seegraswiesen aufzuhalten und vergräbt sich auch derart in den Sammelgläsern und Aquarien. Auf 100 *Polychoerus* kommen etwa drei bis vier Exemplare dieser Species. Im übrigen ist sie von *P. caudatus* leicht, sowohl durch ihre Gestalt als auch Färbung, zu unterscheiden. Bei nahezu gleicher Länge — die größten Exemplare waren 6 mm lang und an der breitesten Stelle des Körpers nur wenig über 1 mm breit — ist sie etwa halb so breit als jene (Taf. II, Fig. 1) und nimmt von dem stumpf zugerundeten Vorderende ganz allmählich an Breite zu bis zum Beginn des letzten Körperdrittels, von wo an wieder eine Verschmälerung nach dem, nicht wie das Vorderende zugerundeten, sondern stumpf-kegelförmig verjüngten Hinterende statthat. Im Querschnitt (Taf. I) erscheint der Rücken bis nahe zur Mundöffnung schwach konvex, der Bauch flach, von da an bis zur Geschlechtsöffnung flacht sich der Rücken ab, während die Bauchwand in der Mitte sich als seichte Rinne vertieft. Die Seiten sind durchwegs breit abgerundet und nicht zum Bauche einschlagbar.

Im Gegensatze zu den trägen Bewegungen des *Polychoerus caudatus* sind jene der vorliegenden Art überaus lebhaft, sowohl im Schwimmen als im Kriechen.

Die Färbung wird auch hier durch zweierlei Pigmente, ein schmutziggelbes und ein ziegelrotes bewirkt, wovon das letztere jedoch an den Körperenden und auf der Bauchseite fast ganz fehlt (Taf. II, Fig. 2).

---

[1] So benannt nach Herrn E. G. Gardiner, in dessen reizendem Hause zu Woods Hole ich frohe Stunden verbracht habe.

[2] früher *Amphichoerus*, s. *22*, pag. 1983 und *21*, pag. 25.

Das Pigment erscheint aus Häufchen von unregelmäßigen, stäbchen- oder kommaförmigen nebst unregelmäßig gestalteten, bis 4 μ langen Elementen gebildet und die mehr oberflächlich liegenden gelben Pigmenthäufchen, welche häufig über die Oberfläche der Haut hervorragen, (Taf. II, Fig. 3 *ps*) zeigen der Hauptmasse nach eine Anordnung in Längsreihen, deren am Rücken etwa 20 zu zählen sind. Diese reihenweise Anordnung ist besonders schön bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Exemplaren (von 1—1,5 mm Länge) zu sehen, die sämtlich schmutzig-gelb erscheinen. Bei geschlechtsreifen Tieren (Taf. II, Fig. 1) erscheint der Körper in der Region, in welcher die beiden Ovarien die größten Eier enthalten und mit einander in der Mittellinie sich vereinigen (Taf. I, Fig. 8 u. 9) aufgetrieben und diese Partie ist dann braun gefärbt, namentlich in der hinteren Partie dieser Auftreibung, in welcher die an den Chitinmundstücken hängenden birnförmigen Spermaballen (Taf. II, Fig. 3 *spb*) angehäuft sind.

Neben dem Pigment finden sich in der Haut Pakete von stark lichtbrechenden Rhabditen, deren Länge 3—4 μ beträgt bei einer entweder nadelförmigen an beiden Enden spitzen oder keulenförmigen, einerseits fein zugespitzten anderseits aber abgestumpften Gestalt.

Die Färbung im Verein mit der bedeutenden Dicke des Körpers macht es unmöglich auf Quetschpräparaten einen ausreichenden Einblick in die Organisation zu erlangen und so ist die Übersichtsfigur (Taf. II, Fig. 3) aus Quetschpräparaten und Querschnittserien kombiniert.

Das Integument zeigt dieselben Verhältnisse wie bei *Amphichoerus langerhansi* Graff und *Polychoerus caudatus* Mark: eine Epithelialschicht ohne Zellabgrenzung und ohne Kerne (Taf. I, Fig. 14 *epp*). Während aber bei der erstgenannten (*19*, pag. 234) gar keine Spuren von zugehörigen Zellen, bei der letzteren nur spärliche (Mark *40*, pag. 303) und in ihrer Zugehörigkeit zur Epithelialschicht zweifelhafte (Löhner *38*, pag. 459) Kerne beschrieben werden, sind bei der vorliegenden Art überall birnförmige, kernführende, eingesenkte Epithelialzellen als charakteristisches Element des Randparenchyms wahrzunehmen (Taf. I, besonders Fig. 14 *ep* u. *ep,*).

Der Hautmuskelschlauch unterscheidet sich von jenem der erwähnten verwandten Formen dadurch, daß die Längsfasern in Bündeln auftreten, und zwar in rundlichen kleineren an der Dorsalseite (Taf. I, Fig. 14 *lm*), in höheren, zur Körperoberfläche senkrecht gestellten Bündeln (*lm,*) an der Ventralseite.

In einer, bei keiner andern acoelen Turbellarie bisher beobachteten

Massenhaftigkeit treten hier die Drüsen auf. Ich unterscheide deren drei verschiedene Arten: zunächst die Stirndrüsen (Taf. I, Fig. 1 u 2; Taf. II, Fig. 3 *sd*), welche auf einem etwas ventralwärts gerichteten runden Feld des Vorderendes (Fig. 3 *sdm*) münden und sich bis zu der Statocyste erstrecken (*sd*), ohne aber, wie dies bei manchen Acoelen der Fall ist, so dicht gedrängt zu sein, daß sie ein kompaktes »Frontalorgan« bilden. Sie haben in unsrer Hämatoxylin-Eosintinktion einen rötlich-violetten Ton und sind von gleichmäßig verteilten Sekretkörnchen erfüllt.

Die zweite und dritte Drüsenform sind in den Abbildungen der Taf. I durch einen blauen Ton gekennzeichnet.

Die zweite Form von Drüsen sind die Rhabditendrüsen. Sie sind ähnlich verteilt wie bei *Amphichoerus langerhansi* (*19*, Taf. XII *std*), nahe dem Integumente gelegen, am zahlreichsten im Vorderende des Körpers, mit großen Vacuolen sowie derber, tief blau gefärbter Filarsubstanz versehen und enthalten nur vereinzelte schwarzblau gefärbte Rhabditen, da die größte Menge derselben bei der Konservierung ausgestossen wird.

Die dritte Art von Drüsen betrachte ich als Schleimdrüsen. Ihre Filarsubstanz ist ein sehr feinmaschiges Netz und enthält in ihren Bälkchen gleichmäßig dichtgedrängt, reihenweise angeordnete Körnchen, die ebenso wie die Filarsubstanz einen hellrötlichen Ton annehmen. Ihre größte Masse findet sich zwischen dem Gehirn und der Mundöffnung angehäuft, und zwar in dem Körperteil zwischen dem 50. und 250. Querschnitt der in 192 Schnitte zerlegt gedachten Fig. 1 auf Taf. II. Die größte Entfaltung bieten sie etwa in der Region des Beginnes der weiblichen Gonaden (Taf. I, Fig. 1), woselbst sie ventral und seitlich in vier- bis fünffacher Lage angehäuft sind, sich auch dorsalwärts verbreiten und zwei Dritteile des Körperquerschnittes einnehmen. Mit der Trennung der beiden Ovarien und dem Auftreten der großen Vacuolen des Parenchyms (Fig. 5) beschränken sie sich auf den Bauch und sind höchstens in zwei bis drei Lagen geschichtet und schon ein Stück vor dem Mund verschwinden die Schleimdrüsen fast ganz, indem die in Fig. 6 und 7 eingezeichneten fast durchwegs Rhabditendrüsen darstellen. Im Hinterkörper, von der Vereinigungsstelle der Ovarien (Fig. 8) angefangen, schwinden auch allmählich die Rhabditendrüsen, wenngleich einzelne noch in der Gegend der Geschlechtsöffnung (Fig. 13) zu bemerken sind.

Vergleicht man die Fig. 1 und 3 der Taf. II miteinander und nimmt als Ausgangspunkt die Vereinigungsstelle der beiden Ovarien — Fig. 3

bei *E* und die Auftreibung in Fig. 1 — so wird sofort klar, daß bei *Anaperus gardineri* nicht wie bei den meisten übrigen Acoelen und Rhabdocoeliden, das Vorderteil des Körpers bei der Konservierung gleichwie im Leben sich bedeutend stärker kontrahiert als das Hinterteil (Graff *22*, pag. 2011), sondern gerade umgekehrt, und dieses eigentümliche Verhalten ist, wie mir scheint, hauptsächlich bedingt durch die Drüsenmassen des Vorderkörpers, welche der Verkürzung einen starken Widerstand entgegensetzen.

Die ganz in die Gehirnsubstanz eingebettete Statocyste (Taf. I, Fig. 2 *st*) hat einen Durchmesser von 18 μ, der Statolith einen solchen von 14 μ. Der letztere ist schüsselförmig, seine Concavität gebuckelt. Augen fehlen.

Der Mund liegt in oder etwas vor der Körpermitte und ist ein Querspalt im Integumente (Taf. II, Fig. 1 *m*). Auf dem Querschnitt des konservierten Tieres (Taf. I, Fig. 6) erscheint der Mundrand eingezogen, doch fehlt ein Pharynx. Die großen Vacuolen des Parenchyms liegen über der Mundregion, die größte unmittelbar vor dem Munde; sie enthalten meist ein oder mehrere Exemplare von jungen *Polychoerus caudatus* (Taf. I, Fig. 5 *F*). Nach vorn wird das Parenchym eingeengt durch die Schleimdrüsen und enthält kleine, an Zahl und Größe gegen das Gehirn (Fig. 2) abnehmende Vacuolen (*v*), die durch immer breitere Massen von Plasma mit eingestreuten ovalen Kernen voneinander getrennt erscheinen, bis in dem vorderen Körperende (Fig. 1) nur ganz kleine Hohlräume übrig bleiben. Hinter dem Mund (Fig. 7—13) ist die Vacuolisierung eine viel reichlichere. Das Parenchym wird von zahlreichen dorsoventralen Muskeln (*mm*), die besonders reichlich hinter den Ovarien, in der Region der Chitinmundstücke des weiblichen Apparates (Fig. 10) der Reizorgane (Fig. 12 u. 13), sowie des männlichen Copulationsorgans (Fig. 14) auftreten. Die Aktion der letzteren beiden wird offenbar durch diese Parenchymmuskeln unterstützt. Neben den rundlich-ovalen Kernen finden sich, durch das ganze Parenchym zerstreut, größere Zellen vor. Diese haben bald ein helles Plasma und meist auch amöboide Fortsätze (Fig. 14 *z*), bald sind sie rundlich und zeigen ihr Plasma mit groben Körnchen erfüllt. Solche rundliche Zellen (Freßzellen *z* in Fig. 6—8) finden sich namentlich in der Umgebung der Ovarien, während die erstgenannten am reichlichsten an der Peripherie, unterhalb des Integumentes (Fig. 14) angetroffen werden. Indessen fehlt es an einer scharfen Scheidung zwischen Central- und Randparenchym, indem die centrale verdauende Masse allmählich in die dem Integument anliegende, wenig und kleine

Vacuolen aufweisende und nebst den freien Zellen die eingesenkten Epithelzellen, Längsmuskelbündel und Rhabditendrüsen umschließende Partie des Parenchyms übergeht.

Der Geschlechtsapparat mündet auf der Bauchfläche mit einer einzigen Geschlechtsöffnung (*gö* auf Taf. I, Fig. 13 und Taf. II, Fig. 1) etwa an der Grenze zwischen dem siebenten und achten Achtel der Körperlänge.

Die Hodenfollikel treten an dem auf Taf. I abgebildeten Exemplar zuerst auf im 66. Schnitte als vereinzelte Spermatogonien, die medial unweit der Dorsalfläche — etwa zwischen dem, vom Rücken gerechnet, ersten und zweiten Viertel des Dickendurchmessers — ins Parenchym eingebettet sind. Zehn Schnitte weiter hinten (Fig. 3) haben sich die Hodenfollikel schon vermehrt und bilden eine lockere Schicht in der sich Spermatocyten- (*sc*) und Spermatidenhäufchen (*sp*) mit Spermatogonien vorfinden. Im 108. Schnitte (Fig. 4) haben sich die Hodenfollikel seitlich noch weiter ausgebreitet, während sich eine mediane Zone bemerkbar macht in welcher sie ganz fehlen. Das Abrücken der Hodenfollikel nach den Seiten prägt sich in den folgenden Schnitten noch deutlicher aus und mit Beginn der großen Verdauungsvacuolen vor der Mundöffnung (Fig. 5) konstatiert man, namentlich in den zur Seite der großen Vacuolen weiter nach unten rückenden Hodenfollikeln schon einzelne Bündel von reifen Spermien. Hinter der Mundöffnung verringert sich rasch die Zahl der Hodenfollikel und die letzten vereinzelten Spermienbündel sah ich nahe den Seitenrändern der Dorsalfläche, lateral von den Eiern im 340. Schnitte (vier Schnitte hinter dem in Fig. 7 abgebildeten). Von da an fehlt jede Spur der Hoden bis in die hintere Region der Spermabirnen des weiblichen Apparates, woselbst zwischen letzteren die nach hinten zur Samenblase ziehenden Spermastränge (Taf. I. Fig. 10 u. 11 *sph*; Taf. II, Fig. 1 *spm*) auftreten. Sie unterscheiden sich von den Spermabirnen durch die lockere Anordnung der sie zusammensetzenden Spermien sowie dadurch, daß von ihnen die zur Wanderung benutzten Parenchymlücken nur zum geringsten Teile ausgefüllt werden.

Diese schmalen Spermastränge fließen weiter nach hinten (Taf. I, Fig. 12 *spm*) zu größeren Massen zusammen, vereinigen sich schließlich jederseits zu einer »falschen Samenblase« und diese beiden (Taf. I, Fig. 13 u. 14; Taf. II. Fig. 1 *vs*,) treten von den Seiten her ein in die Samenblase (*vs*). Die reifen Spermien ähneln jenen von *Convoluta convoluta* (Abildg.) und haben eine Länge von 0,24—0,27 mm.

Der Zustand der männlichen Gonaden in dem geschilderten Falle

betrifft, nach allem was wir von dem successiven Hermaphroditismus der *Acoela* wissen, ein Individuum, bei welchem die männliche Reife längst vorüber und die weibliche Reife nahezu erreicht ist. Ein Teil der Eier der beiden Ovarien hat seine volle Reife erreicht und diese Eier nehmen den größten Teil des Leibesraumes ein, womit die Hodenfollikel verdrängt und in der Region, in welcher die distalen Teile der beiden Ovarien median zusammenstoßen (Taf. I, Fig. 8; Taf. II, Fig. 3 E) jede Kommunikation zwischen den Hodenfollikeln des Vorderkörpers und dem männlichen Copulationsorgan unterbrochen erscheint. Diese Unterbrechung erstreckt sich in unserm Falle vom 340. bis zum 390. Schnitte.

Die Ovarien treten zuerst im Vorderkörper ein gutes Stück hinter den ersten Hodenfollikeln auf als unregelmäßig gestaltete, rundliche, ovale oder auch mit Fortsätzen versehene Zellen, die sich nur durch ihre bedeutendere Größe und etwas tiefere Tinktion von den freien Parenchymzellen unterscheiden. Sie sind zunächst über den ventralen Schleimdrüsen im Parenchym locker verteilt (Taf. I, Fig. 3 *ov*). Bald legen sie sich, größer geworden und damit in zwei durch ein deutliches medianes Intervall getrennte Gruppen geschieden (Fig. 4), der ventralen Drüsenmasse an und nehmen eine violette Färbung an, die umso tiefer wird, je dichter die groben Granula sich in ihrem Plasma anhäufen. Einzelne von diesen Zellen lassen sehr schön amöboide Fortsätze erkennen, mit welchen sie ihre kleineren Genossen umfassen. Die Größenunterschiede unter den Ovarialzellen werden immer auffallender: man unterscheidet nur mehr große, oft gelappte Zellen mit einem auffallend großen ovalen, tief blau-violetten Kern und einem entsprechend großen runden, rot-violetten Kernkörperchen sowie daneben kleine Zellen wie sie Fig. 4 darbietet[1]. Die Auslese ist vollendet: die zukünftigen Eizellen haben sich gebildet und die zahlreichen kleinen, in lebhafter Vermehrung begriffenen Zellen sind lediglich Futter für jene.

Damit geht Hand in Hand ein Abrücken der Ovarialzellen von der ventralen Drüsenmasse, indem sie sich nach oben und gegen die Seiten des Körpers hinziehen. In Fig. 5 haben die Eizellen (*kz*) noch eine tiefe violette Färbung. Man sieht hier und noch schöner in den folgenden Schnitten (Fig. 6) wie die umgebenden Nährzellen (*nz*) in den Leib der Eizellen aufgenommen werden und zum Teil (Fig. 6) noch innerhalb desselben eine Zeitlang deutlich zu unterscheiden sind. Mit zu-

[1] Im 127. und den folgenden 20—30 Schnitten sind die Eizellen 3—5mal so groß als die Futterzellen.

nehmendem Wachstum wird das Plasma der Eier immer heller, von gleichmäßig rötlich gelben Körnern durchsetzt, die Nährzellen bilden eine, das Ei wie ein Epithel umgebende, kontinuierliche Schicht (Fig. 7 *nz*), die mit zunehmender Abplattung der letzteren immer dünner wird (Fig. 7, links), erst stellenweise und schließlich ganz verschwindet (Fig. 8). Je weiter die Reife des Eies fortschreitet, desto mehr lockert sich dieser Zusammenhang mit der umgebenden Nährzellenschicht und man hat namentlich dann den Eindruck einer zur Aufnahme von Keimzellen bestimmten Dotterkammer, wenn — wie das bei nahezu reifen Eier vorkommt — im konservierten Objekte die Nährzellenschicht sich vom Ei abhebt (Taf. I, Fig. 7 *kz*), oder letzteres gar aus dem Schnitt ausfällt.

Mit der Größenzunahme der Eier erfolgt schließlich (Taf. II, Fig. 3, bei *E*) die Vereinigung der beiden Ovarien und nehmen von reifen Eiern vier beinahe den ganzen Leibesraum ein, wie auf Taf. I Fig. 8 zeigt, wo zwischen den Eiern E_1—E_4 nur noch die hintersten Portionen zweier weiter vorn liegender Eier E_5 und E_6 sichtbar sind. Die erstere Gruppe ist auch noch auf den folgenden Fig. 9 und 10 sichtbar und bildet das Hinterende der Ovarien. Die bei *Anaperus gardineri* vorliegenden Verhältnisse schließen sich der von mir (*16*, pag. 47) als »Paradigma der Eibildung bei den Acoelen« gegebenen Darstellung an. Es gibt in der Literatur nur wenige, von dieser abweichende Beschreibungen der Eibildung (vgl. 22, pag. 1956), die einer Nachuntersuchung bedürfen. Von diesen ist die wichtigste jene GARDINERS (*10*, pag. 81 bis 83, tab. IX, Fig. 1—5), nach welcher die weiblichen Gonaden von *Polychoerus caudatus* aus kleinen, als lockere Zellhäufchen erscheinenden Germarien und zwei als große geschlossene, von Dotterzellen erfüllte Vitellarien bestehen sollen. Die in diese auf eine nicht näher bezeichnete Weise eintretenden Keimzellen verzehren hier den größten Teil der Dotterzellen und werden, indem sie so ihre Reife erreicht haben, durch die von den Vitellarien zur weiblichen Geschlechtsöffnung abgehenden Ovidukte ausgeführt. MARK (*10*, pag. 307, Fig. 1) hatte zwei langgestreckte Ovarien beschrieben und bezeichnete das »Vitellarium« als eine "differentiated portion of the ovary", welche aber nach seiner Darstellung weder eine scharfe Begrenzung noch auch eine Fortsetzung in einem Oviduct besitzt.

Um diesen Punkt aufzuklären, veranlaßte ich Dr. LÖHNER das von mir in Woods Hole gesammelte Material von *Polychoerus caudatus* einer genauen histologischen Untersuchung zu unterziehen, bei welcher sich folgendes herausstellte. Die »Vitellarien« besitzen weder eine

Membran noch auch eine epitheliale Anordnung ihrer peripheren Zellen (*38*, pag. 490), dasselbe ist bei den »Germarien« der Fall, deren hintere Hälften unmittelbar unter den Dotterstöcken liegen und »mitunter sogar ebenfalls bis an die Bursa seminalis heranreichen können« (pag. 490). Dotter und Keimstock greifen derart ineinander über, »daß man sie in gewisser Beziehung als ein Ganzes auffassen darf« (pag. 494).

Wenn aber Löhner deshalb die weiblichen Gonaden von *Polychoerus* als »Germo-Vitellarien« bezeichnen zu können glaubt, so müßte er alle weiblichen Gonaden, bei welchen neben den jungen Eizellen auch als Futter für diese dienende Abortiveier beobachtet wurden [1] so bezeichnen. Ich habe (*22*, pag. 2221 u. 2297) als Keimdotterstöcke (Germovitellarien) solche weibliche Gonaden bezeichnet, die in bestimmten Teilen (Abschnitten, Ästen, Divertikeln) bloß Keimzellen, in andern dagegen bloß Dotterzellen erzeugen. Das ist aber bei den weiblichen Gonaden keiner einzigen Acoele der Fall, indem mit Ausnahme der vordersten Region, in welcher die jungen weiblichen Geschlechtszellen noch keine Differenzierung aufweisen sowie des bloß aus ganz reifen Eiern bestehenden distalen Teiles überall in ihnen 1) Zellen, die zu Eiern auszuwachsen im Begriff stehen — Keimzellen — und 2) Zellen, die den Keimzellen als Futter dienen — Dotterzellen — nebeneinander vorkommen.

Und im wesentlichen verhält es sich bei *Polychoerus caudatus* nicht anders. Die von Löhner (*38*, pag. 491) erwähnten »jüngsten Eier an der Spitze der Germarien« sind primitive, noch undifferenzierte weibliche Geschlechtszellen und erst von der Höhe der Mundöffnung an findet die Differenzierung in ventrale Keim- und dorsale Dotterzellen statt. Zum Unterschiede von *Anaperus gardineri*, wo schließlich eine Schicht von Dotterzellen wie ein Epithel die Keimzelle umhüllt, sind bei *Polychoerus* die Dotterzellen in mehrfacher Lage als kompakter Haufen über den Keimzellen angehäuft (*38*, tab. XVI, fig. 9). Trotzdem sind die legereifen Eier bei beiden Arten gleich groß: bei ihrer meist ovalen Gestalt hat der größte Durchmesser 0,24, der darauf senkrecht stehende 0,16 mm) [2].

[1] Dies ist der Fall bei allen daraufhin untersuchten Ovarien der Acoelen (*22*, pag. 1957 ff.), ferner unter den Rhabdocoeliden bei den Ovarien der Macrostomidae (angeblich bloß ausnahmsweise *22*, pag. 2291), bei *Catenula* und *Alaurina* (pag. 2294), *Microstomum* (pag. 2295) und den Prorhynchidae (pag. 2296).

[2] Gardiner (*9*, pag. 159) gibt 0,06 : 0,04 mm an, was entschieden auf einer fehlerhaften Messung beruht.

Eine Bursa seminalis wie bei *Amphichoerus* und *Polychoerus* ist bei *Anaperus* nicht vorhanden. Sie wird hier lediglich durch die Matrixzellen der »Chitinmundstücke« vertreten, welche das Chitinröhrchen (Taf. II, Fig. 4 *chm*) allseits umhüllen (*ma*), aber auch den Zwischenraum zwischen den einzelnen Matrixpapillen derart ausfüllen, daß sie diese miteinander verbinden (Taf. I, Fig. 10). Die Gesamtheit der Matrixzellen scheint auf diese Weise eine kontinuierliche Membran darzustellen, welche unter den herandrängenden letzten Eiern ventral beginnt (Taf. I, Fig. 8 *ma*) und nach hinten und oben ansteigend ein Diaphragma bildet, aus dem sich nach vorn die, je ein Chitinmundstück einschließenden Papillen den Eiern entgegenstrecken. Die Zahl der Mundstücke betrug bei den von mir untersuchten in voller weiblicher Reife stehenden Individuen 32 bis 64. Sie treten aber schon sehr früh auf und einzelne Mundstücke — aber ohne Spur einer Spermabirne — fand ich schon in 1,5 mm langen Exemplaren, eines von 3 mm Länge enthielt deren 17 Stück, alle schon mit anhängenden Spermaballen versehen. An jedem Mundstück (Taf. II, Fig. 3 *chm*) hängt ein birnförmiger Spermaballen (*spb*), der aber wie aus Taf. II, Fig. 4, zu ersehen ist, bloß von Parenchymgewebe umgeben ist, das allerdings manchmal eine als feine Membran verdichtete Grenzschicht (*h*) zu bilden scheint. Hinter den Mundstücken wird der Raum zwischen den Spermaballen (Taf. I, Fig. 11) bloß vom Parenchymgewebe und den dasselbe durchsetzenden Muskeln gebildet. Von diesem (403.) Schnitte an erstrecken sich die Spermaballen noch bis in den 415., während die Zahl der von Spermazügen (*sph*) besetzten Parenchymvacuolen zunimmt. Schon in Fig. 11 sind deren fünf vorhanden und sie nehmen, zur Dorsaloberfläche rückend, an Zahl und an Umfang zu, je weiter nach hinten, und im 428. Schnitte (Fig. 12) sind es deren schon 7 (*spm*). Es fehlt demnach jede Spur einer Verbindung zwischen den Bursamundstücken und den ausführenden Geschlechtswegen.

Erst im 436. Schnitte erscheint über dem ventralen Integument das Lumen eines nach vorn offenen quer ausgezogenen Rohres, des weiblichen Genitalkanals (Taf. II, Fig. 3 *gc*), der im 447. Schnitte, nachdem er sich allmählich erweitert hat, mit der gemeinsamen Geschlechtsöffnung (*gö* (vgl. auch Taf. I, Fig. 13) nach außen mündet. Gleich hinter der Geschlechtsöffnung bildet der Genitalkanal ein Paar seitlicher Taschen (Taf. I, Fig. 14 und Taf. II, Fig. 3 *ag*), die man aber, da in dieser Region von oben her auch das männliche Copulationsorgan (*pe*) einmündet, ebenso wie das mediane hintere Divertikel (Taf. II, Fig. 3 *ag,*) als Atrium genitale bezeichnen muß.

Vergleicht man die dargestellten Verhältnisse des weiblichen Apparates mit denjenigen, welche ich von *Amphichoerus langerhansi* (*19*, pag. 237 ff.) beschrieben habe — bei dieser ist eine muskulöse Bursa seminalis [1] vorhanden, die einerseits durch die weibliche Geschlechtsöffnung nach außen mündet und anderseits von ihrer ventralen Fläche die Chitinmundstücke den Ovarien entgegenstreckt, während die zu den Mundstücken gehörigen Spermaballen im Innern der Bursa selbst geborgen sind — so drängt sich die Vermutung auf, daß aus solcher Grundlage das bei *Anaperus* gegebene Verhalten sich in der Weise herausgebildet habe, daß der die chitinösen Mundstücke tragende Teil der Bursawandung sich abgelöst und das die Ovarien nach hinten abschließende Diaphragma gebildet habe, während der Rest der Bursa seminalis in dem vorn offenen weiblichen Genitalkanal erhalten blieb. Diese Annahme hat mich bei der Wahl des neuen Namens für diese Gattung geleitet [2].

Eine Stütze findet meine Annahme im Bau der Bursa seminalis von *Polychoerus caudatus*. Deren Wand besteht nach LÖHNER (*37*, pag. 195) aus Parenchymgewebe und Muskelfasern ohne eine Spur von Zellgrenzen: »man wird kaum fehlgehen, wenn man sie sich durch Veränderung eines ursprünglich vorhandenen Wandungsepithels entstanden vorstellt«. Von Sperma erfüllte Vacuolen stellen »die Reste des Bursalumens« dar und da die von der weiblichen Geschlechtsöffnung zur Bursa führende Vagina sich als eine bloße Integumenteinstülpung darstellt, so ist auch hier das Matrixgewebe der Mundstücke der einzige histologisch differenzierte Rest der Bursawandung.

Bei unserm *Anaperus gardineri* sind besondere Hypothesen (*22*, pag. 1965) nicht nötig, um sich eine Vorstellung von der Begattung und Befruchtung zu machen. Der weibliche Genitalkanal dient offenbar bloß dazu, das männliche Copulationsorgan aufzunehmen und das Sperma direkt an das die Mundstücke tragende Diaphragma hinzuleiten. Dagegen erscheint durch letzteres die Eiablage auf dem Wege des Genitalkanals unmöglich gemacht und man muß daher annehmen, daß bei dieser Art der Mund oder Hautrisse dafür in Betracht kommen.

Männliche Copulationsorgane. Schon oben (S. 11) wurde erwähnt, daß durch das Wachstum der Eier auf eine kurze Strecke jede Spur der männlichen Geschlechtsorgane schwindet, daß aber hinter

[1] 19, tab. XI, fig. 6 und tab. XII, fig. 1 u. 8 bs.

[2] ἀνάπηρος = verstümmelt.

den Bursamundstücken (zuerst in Fig. 10) die Spermazüge (*sph*) in zunehmender Zahl und Stärke auftreten und in der dorsalen Partie des Körpers zu größeren Massen (Fig. 12 *spm*) anschwellen. In der Höhe des Beginnes des weiblichen Genitalkanals vereinigen sie sich jederseits zu einem mächtigen, fast drehrunden Strang (Taf. I, Fig. 13 und Taf. II, Fig. 3, falsche Samenblasen *vs,*), der quer zur Samenblase des männlichen Copulationsorgans zieht und in diese einmündet.

Das männliche Copulationsorgan mit den dasselbe locker umziehenden Muskeln und seinen Drüsen steht als eine ovale Masse schief von oben nach hinten und unten geneigt (Taf. II, Fig. 3 *pe*) und ragt im Zustande der Erection mit seiner konischen Spitze in die Dorsalwand des Atrium genitale vor. Infolge der schiefen Stellung mußten zur Gesamtdarstellung seines Baues sechs Querschnitte (der 450.—455) zu einem Bilde (Taf. I, Fig. 14) kombiniert werden. Es erscheint hier nicht vorgestreckt, sondern als ein von einem hohen Cylinderepithel (*pé*) ausgekleidetes Rohr, in welchem die schmale Gestalt und das ins Lumen vorspringende freie Ende der einzelnen Zellen auf starke Kontraktion des Rohres hinweist. Radiär von außen und oben treten durch das Parenchym (*p*) zahlreiche Muskeln (*mm*) an diesen, bei der Vorstreckung als Penis dienenden Ductus ejaculatorius der dorsal gelegenen, querausgezogenen Samenblase (*vs*).

In den Ductus ejaculatorius münden birnförmige Drüsen (*ped*) und dasselbe ist scheinbar der Fall bei der Samenblase. Indessen weist die grobgranulierte und stellenweise (z. B. dorsal) auch wie ein Epithel gefelderte auskleidende Schicht (*vs*) der Samenblase gar keine Kerne auf, während sich solche in den birnförmigen feiner granulierten Anhängen finden, die sich unter die Epithelialschicht ins Parenchym erstrecken. Wahrscheinlich sind diese (*vse*) die eigentlichen, ins Parenchym eingesenkten Epithelzellen der Samenblase, zu welchen die kernlose auskleidende Schicht als Summe der Epithelplatten gehört.

Atrium genitale. Schon oben (S. 15) ist im Zusammenhang mit dem weiblichen Genitalkanal die Configuration des Atrium besprochen worden und es sei hier bloß noch auf die histologischen Verhältnisse dieser ausführenden Teile des Geschlechtsapparats hingewiesen. Sie sind unbewimpert, haben aber mit dem äußeren Epithel des Integuments gemeinsam die Versenkung des Epithels in die Tiefe. Der weibliche Genitalkanal (Taf. I, Fig. 13) besitzt eine dünne Epithelialschicht gleich jener des Integuments, unter welcher die Kerne liegen. Im Atrium dagegen (Fig. 14 *ag*) zeigt die Epithelialschicht eine grobe Granulierung, ähnlich jener der Samenblase, doch hebt sie sich nicht

so scharf ab von den darunter liegenden Zellleibern mit den Kernen, sondern geht allmählich in sie über. Ausgezeichnet ist der weibliche Genitalkanal durch die Masse der langgestielten Drüsen (Fig. 13 *agd*), deren Ausführungsgänge ihm radiär von allen Seiten zustreben. Gleichgestaltete, wenngleich mit kürzeren Ausführungsgängen versehene Drüsen heften sich (Fig. 11 *agd*) an das Atrium, in welchem mir ein, dicht hinter der Geschlechtsöffnung liegender und bis zum Anfang des hinteren Divertikels (Taf. II, Fig. 3 *ag,*) reichender Wulst auffiel, der dadurch entsteht, daß in der Mittellinie der Ventralfläche eine Längsreihe von Zellen (Taf. I, Fig. 14 *agz*) aufgetrieben erscheint und in das Lumen vorragt. Das hintere Divertikel des Atrium ist so kurz, daß es nur auf fünf Schnitten gesehen wird.

Reizorgane. Den merkwürdigsten anatomischen Befund an *Anaperus gardineri* stellen die in der Region der Copulationsorgane verteilten Organe vor, welche ich als Reizmittel zur Begattung betrachte. Sie bestehen aus schlank dütenförmigen, 15—18 μ langen, Chitinspitzen (Taf. I, Fig. 12—14 *ro*) mit verstärkten, glänzenden Längsleistchen, deren Lumen die Ausführungsgänge von etwa 15—20 Drüsenzellen (*rod*) enthält. Diese fallen durch ihre intensivere, oft ins gelbliche spielende Rotfärbung auf, haben eine drei- oder viereckige, birnförmige oder rundlich-ovale Gestalt und ihr Plasma ist erfüllt von glänzenden Kügelchen. Der größte Durchmesser dieser Drüsenzellen pflegt 4 μ, jener ihres ovalen Kernes 1 μ zu sein. Sie finden sich in lockeren Büscheln über der Basis des Stachels angehäuft. Nicht minder auffallend als ihr Bau ist auch ihre Verteilung am Körper. Hinter der Region der Spermabirnen des weiblichen Apparates treten sie beiderseits der als flache Mulde eingesenkten Mittellinie des Körpers derart auf, daß sie schief von oben und außen zur Bauchseite konvergieren (Taf. II, Fig. 3 *ro*) und hier an der Körperoberfläche durch präformierte Öffnungen (Taf. I, Fig. 12 *rom*) ausmünden. Von diesen Öffnungen geht ein, von membranartig verdichtetem Parenchym begrenzter Kanal bis zur Basis des Stachels. In der eben angezogenen Abbildung sieht man neben dem Kanal noch drei angeschnittene Reizorgane (*ro*) nebst zugehörigen Drüsenzellen (*rod*). Die Zahl dieser auf der Bauchfläche mündenden Reizorgane dürfte etwa ein Dutzend betragen. In der Höhe der vorderen Öffnung des weiblichen Genitalkanals (Taf. II, Fig. 3 *ge*) ist das Ende der oberflächlich mündenden Reizorgane erreicht, dafür findet sich aber jetzt jederseits des Genitalkanals eine Zeile von solchen (*ro,*), welche sich in das Atrium, dessen seitliche Taschen (*ro,,*) sowie in dessen hinteres Divertikel fortsetzt, in welchem

noch fünf Reizorgane (*ro,,,*) gezählt wurden. Die Gesamtzahl dieser, in die genannten Teile des Geschlechtsapparates mündenden Organe dürfte daher 25—30 betragen.

Die eben behandelten Organe stellen zusammengesetzte einzellige Drüsen dar und unterscheiden sich dadurch fundamental von den »Giftorganen« und »flaschenförmigen Drüsen«, die beide sich als kugelrunde oder flaschenförmige, von einem Epithel sekretorischer Zellen ausgekleidete — also einfache mehrzellige — Drüsen darstellen. Das einzige, was die Reizorgane des *Anaperus gardineri* mit den flaschenförmigen Drüsen und manchen Giftorganen gemeinsam haben, ist der Bau des Chitinstachels.

Ich habe zuerst im Jahre 1874 (*13*, pag. 150) die Giftorgane als Organe sui generis erkannt und dann (*14*, pag. 61 und *16*, pag. 11) gezeigt, daß sie bisweilen eine kräftige Muscularis besitzen und stets mittels eines chitinösen Mundstückes an der äußeren Oberfläche des Körpers münden, gleichwie die einer Muscularis entbehrenden, im übrigen aber den Giftorganen morphologisch gleichwertigen »flaschenförmigen Drüsen«.

Die Verschiedenheiten zwischen den bis heute beschriebenen Organen dieses Typus betreffen, von der Muskularis abgesehen, bloß den Bau des Chitinstachels, der bald aus zahlreichen teller- oder trichterförmigen, in der Mitte von einem ausführenden Kanal durchbohrten Stücken besteht, bald einen einheitlichen Hohlstachel darstellt, der durch verstärkte Längsleisten gestreift erscheint. Ich schlage vor, für diese beiden Formen des Mundstückes (= *Prostomis*) besondere Bezeichnungen zu wählen und die erstgenannten zusammengesetzten als *P. catinosa*, die letztgenannten einfach als *P. striata* zu bezeichnen.

Nach den in der Literatur vorliegenden Angaben (*22*, pag. 1919 bis 1923) kommen vor:

a) eine *Prostomis catinosa*: bei den — stets paarigen — oralen und genitalen (zu Seiten der männlichen Geschlechtsöffnung liegenden) Giftorganen der *Convoluta convoluta* (Abildg.) sowie wahrscheinlich auch bei den beiden oralen Giftorganen der *Convoluta borealis* Sabuss. Von den oralen Giftorganen der *Convoluta bimaculata* Graff kennt man die Mundstücke nicht;

b) eine *Prostomis striata*: bei den zahlreichen flaschenförmigen Drüsen der Bauchfläche von *Convoluta sordida* Graff, den paarigen, oralen und genitalen Giftorganen der *Convoluta hipparchia* Pereyasl. sowie den bloß genitalen der *Convoluta flavibacillum* Jens. und den

bloß oralen (vom Entdecker mit Samenblasen in Beziehung gebrachten) Organen der *Convoluta groenlandica* Levins.

Die Reizorgane des *Anaperus gardineri* haben ebenfalls eine Prostomis striata und einer solchen ganz gleich gestaltet ist der S. 23 beschriebene Chitinpenis von *Childia spinosa* n. sp.

Von andern bei den Acoelen vorhandenen Chitingebilden kommen bloß die Mundstücke der Bursa seminalis (vgl. *22*, pag. 1961—1964) oder der aus ihr hervorgegangenen Teile (s. oben S. 15) in Betracht. Diese zeigen nun, so sehr auch ihre allgemeine Gestalt variieren möge, durchwegs den Bau der Prostomis catinosa, mit alleiniger Ausnahme des *Amphiscolops virescens* (Örst.), bei welchem es noch zweifelhaft ist, welcher der beiden Mundstücktypen vorliegt.

Betrachten wir die angeführten Tatsachen unter dem Gesichtspunkte des von A. Lang (*30*, pag. 232) ausgesprochenen Gedankens, »daß die Copulationsorgane der Polycladen ursprünglich Angriffs- und Verteidigungswaffen waren, die erst sekundär in den Dienst geschlechtlicher Funktionen traten«, so zeigt sich, daß das jetzt von den Acoelen hinzugekommene Material meine seinerzeit (*17*, pag. 182) dem Copulationsapparat der Tricladen entnommenen Argumente zugunsten der Langschen Auffassung noch weiter vervollständigt.

Das erste Glied in der Kette bilden die zu einem Büschel vereinten und durch eine gemeinsame Prostomis striata an der Bauchfläche ausmündenden Drüsen der Reizorgane von *Anaperus gardineri*, die bei dieser Art mit dem sich zum Atrium einstülpenden Integument Organe des Copulationsapparates werden. Die flaschenförmigen Organe der *Convoluta sordida* stellen mit ihren einfachen acinösen Drüsen schon eine höhere Organisationsstufe dar und wir sehen sie bei *C. hipparchia* nur noch in zwei Paaren erhalten von denen je eines das orale der Bewältigung der Beute und eines (das genitale) der Geschlechtsfunktion dient, während bei *Childia* dieses letztere allein vorhanden, aber in den Genitalkanal hereingerückt ist, um zu männlichen Copulationsorganen zu werden.

Bei andern Acoelen sind diese ehemals integumentalen Drüsen sowohl durch Acquisition einer Muscularis als auch größere Komplikation des Mundstückes (Prostomis catinosa) weitergebildet. Sie dienen bei *C. paradoxa*, noch auf dem ventralen Integumente mündend, teils der Bewältigung der Beute (1 orales Paar), teils der männlichen Genitalfunktion (1—2 »genitale« Paare). Dazu ist hier wie bei allen übrigen mit einem Bursamundstück versehenen Acoelen ein solches »Giftorgan« in das weibliche Antrum eingesunken und zur Bursa seminalis

geworden, in derselben Weise, wie die »Muskulösen Drüsenorgane« gewisser Tricladen und Polycladen sich zu männlichen Hilfsorganen oder zu Eihältern umgewandelt haben (*17*, pag. 182). Bei *Amphiscolops* und *Polychoerus* sind schließlich eine ganze Anzahl solcher Hautdrüsen bei Einstülpung des Integuments zur Bursa seminalis mitgenommen worden und stellen eine Art Sieb dar, durch dessen Löcher (hier Mundstücke) immer nur ein oder wenige Spermien den Weg zu den Eiern nehmen.

Anaperus nov. gen.

Proporidae ohne Bursa seminalis, mit einem vorn offenen weiblichen Genitalkanal und zahlreichen, vor diesem liegenden, aber mit ihm nicht in Verbindung stehenden Chitinmundstücken. Penis einfach. Der Mund liegt in der Mitte der Ventralfläche, ein Pharynx fehlt. In der Geschlechtsregion münden auf der Bauchfläche sowie im Atrium genitale zahlreiche bestachelte Drüsen (»Reizorgane«). Körper langgestreckt, plankonvex. Stirndrüsen vor der Statocyste locker angehäuft. Die Hoden bilden zerstreute Follikel, die Geschlechtsöffnung liegt im letzten Siebentel der Körperlänge. Eine Art bekannt.

Childia spinosa nov. gen., n. sp.

Taf. II, Fig. 5—12, Textfig. 1.

Diese zarte, in den Sammelgläsern rasch zugrunde gehende Art fand ich in etwa einem Dutzend von Exemplaren bei Woods Hole, und zwar zuerst außerhalb des Little harbor in 1—2 m Tiefe auf Laminarien von Butlers point, dann auch bei Ebbe auf Ulven im Little harbor.

Es ist ein äußerst lebhaftes, hellgelbes und bis 1,4 mm langes Tier, das ausgebreitet die, Taf. II, Fig. 5 abgebildete Gestalt hat: vorn breit abgerundet und sich ganz allmählich zum Hinterende verschmälernd. Das Vorderende kann sich auch in der Mitte einbuchten (Fig. 6). Frei im Wasser schwimmend trägt es die Seitenteile nach Art der Convoluten zur Bauchseite so eingeschlagen, wie es Fig. 7 darstellt. Die Epithelialschicht ist sehr dünn und enthält keinerlei Rhabdoide. Die 8 μ langen Cilien sind in deutlichen Längsreihen geordnet, zwischen ihnen sind am ganzen Körperrande bis 48 μ lange Geißeln (*gh*) verteilt. Die Färbung wird durch pigmentführende Parenchymzellen bedingt, die in den Seiten des Körpers (außerhalb der Ovarien) heller-gelb sind und licht-ockergelbes feinkörniges Pigment enthalten (*pz*), während im

centralen Parenchym Zellen mit tiefer neapelgelben Flüssigkeitströpfchen (*pi*) auftreten. Die Zahl dieser gelben Zellen wechselt sehr und ich vermute, daß ihr Pigment von den gefressenen Diatomeen herstammt. Die pigmentführenden Zellen sind rundlich oder oval mit einem größten Durchmesser von 32 μ und verändern mit den Körperkontraktionen ihre Gestalt.

Der Mund (*m*) ist eine äußerst kontractile, querovale, von radiären Muskeln umrahmte Öffnung, die im Ruhezustande des Körpers das Ende des zweiten Körperdrittels einnimmt.

Die Statocyste (Fig. 5 *st*) ist 0,2 mm vom Vorderende entfernt, 24 μ breit und umschließt einen kugeligen, 14 μ breiten, schwach gebuckelten Statolithen, der ein feines Centralkorn besitzt. Die Stirndrüsen (*sd*) sind locker angeordnet und reichen nicht ganz bis zur Statocyste.

Auffallend erschien mir die gleichzeitige volle Reife der männlichen und weiblichen Gonaden, indem zahlreiche Hodenfollikel (*te*) und Spermastränge (*sp*) nebst falschen Samenblasen (*vs,*) gleichzeitig mit vollausgebildeten Ovarien (*ov*) zur Beobachtung kamen. Es ist also der successive Hermaphroditismus hier zum mindesten nicht so deutlich ausgeprägt, wie bei den meisten übrigen Acoelen.

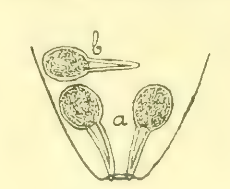
Die Spermien sind 52 μ lang und sehr ähnlich jenen von *Convoluta convoluta* (Abildg.) gestaltet. Die Ovarien scheinen vorn nicht aus einem gemeinsamen, medianen Keimlager zu entspringen, da ich sie stets in der in Fig. 5 abgebildeten Art dicht hinter und jederseits der Statocyste getrennt anfangen sah. Die reifen Eier haben einen Durchmesser von etwa 130 μ und sind farblos. Irgendein als Samentasche (Bursa seminalis) zu deutendes Organ fehlt vollständig. Dagegen ist ein Paar gleichgestalteter männlicher Copulationsorgane vorhanden, die mit Chitinstacheln versehen sind, und durch die einzige, am Hinterende des Körpers angebrachte, zugleich der Eiablage dienende Geschlechtsöffnung (Fig. 5 *gö*) vorgestoßen werden können.

Wir kennen bisher weder eine Acoele noch eine Rhabdocoelide mit doppeltem Penis und keine einzige Acoele, deren männliches Copulationsorgan Chitingebilde trüge.

Die Geschlechtsöffnung führt, wie in Fig. 11 zu sehen ist, in ein Atrium genitale (*ag*), das sich nach vorn in eine kanalartige Höhlung des Parenchyms (Fig. 5 *c*), die fast immer als solche wegsam bleibt. Sie stellt nichts andres dar als eine Vacuole, wie man daraus ersieht, daß durch sie schon bei leichtem Druck Diatomeenschalen und andre Einschlüsse aus dem Parenchym ausgestoßen werden. Nur das Atrium

ist von einer dünnen Epithelialschicht bekleidet und trägt jederseits eine Papille (*pp*). Die Spitze jeder Papille ist mit einer feinen Öffnung versehen, in deren Umkreise sich die Längsmuskelfasern des männlichen Genitalkanals inserieren. Am vorderen Ende der sich allmählich erweiternden Genitalkanäle sitzen die rundlich-ovalen Samenblasen (Fig. 5 *vs*), die an ihrem blinden Ende durch einen kurzen Ductus seminalis aus den gelappten falschen Samenblasen (*vs,*) das Sperma aufnehmen, während ihre Mündung je mit einem Hohlstachel (*chp*) bewehrt ist, durch dessen Spitze bei der Ejaculation das Sperma austritt. Wird dabei die Spitze des Penisstachels zur Öffnung etwas ausgestoßen, so gelangt das Sperma direkt ins Freie, aber häufiger beobachtet man, daß das zur Stachelspitze ausfließende Sperma sich erst noch im Papillenkanal zu einem Ballen formt (Fig. 12 *sp*). Bei den ruckweisen Ejaculationen werden die Papillen oft zur Geschlechtsöffnung vorgestreckt. Die Veränderung, die bei diesem Spiel das Atrium genitale sowie die Konfiguration des hinteren Körperendes erfahren, sind in den Fig. 5, 10—12 dargestellt.

Den Penisstachel stellen stärker vergrößert Fig. 8 in der natürlichen Lage, Fig. 9 von der Medialfläche betrachtet dar. Er stellt ein düten- oder trichterförmiges Gebilde dar, das an seiner Basis eine runde Öffnung und dicht hinter der Spitze die schlitzförmige Mündung (*) besitzt. Er ist schwach gekrümmt, medial konvex, lateral konkav und besteht aus einer dünnen, bei starker Vergrößerung feinkörnig erscheinenden Substanz (Fig. 9 *ch*), an welcher zwölf homogene longitudinale Verstärkungsleisten sich durch ihre starkglänzende Beschaffenheit hervorheben. Die Gesamtlänge der Copulationsorgane beträgt 144 μ, jene des Chitinstachels allein 68 μ.



Textfig. 1.
Hinterende von *Childia spinosa* n. sp. mit einem überzähligen männlichen Copulationsorgan (*b*) neben den beiden normalen (*a*).

Einmal beobachtete ich den in der Textfig. 1 dargestellten Fall, in welchem neben dem normalen Paar *a* der Copulationsorgane noch ein überzähliges (*b*) quer vor den Samenblasen jener im Parenchym lag. Besonders merkwürdig ist der Umstand, daß die Samenblase des überzähligen ebenso mit Sperma gefüllt war, wie jene des normalen Paares.

Childia nov. gen.

Proporidae ohne Bursa seminalis und ohne Chitinmundstücke. Der Mund liegt hinter der Mitte auf der Bauch-

fläche, ein Pharynx fehlt. Mit paarigem Penis. Die beiden Penes sind mit einem Chitinstachel versehen. Die Stirndrüsen sind vor dem Gehirn locker angehäuft. Die Hoden bilden zerstreute Follikel. Die Geschlechtsöffnung liegt am Hinterende des Körpers. Körper platt mit einschlagbaren Seitenteilen. Eine Art bekannt.

In meinem letzten 1905 veröffentlichten System der *Acoela* (*22*, pag. 1980 ff.) spielte noch die Beschaffenheit der weiblichen Gonaden — Ovarien oder aber Germarien und Vitellarien — eine Rolle. Ich habe jedoch oben (S. 13—14) gezeigt, daß tatsächlich überall Ovarien vorhanden sind und weder von Germovitellarien noch von getrennten Germarien und Vitellarien die Rede sein kann. Dazu kam die Entdeckung bisher noch nicht bei Acoelen beobachteter Verhältnisse (Duplicität und Chitinbewaffnung des Penis) und für die Turbellarien ganz neuer Formen von Reizorganen, welche neben anderen Tatsachen zu einer Neugestaltung des Systems nötigt. Von letzteren kommt für die systematische Gruppierung namentlich in Betracht der Mangel einer Bursa seminalis bei *Anaperus*, da sich hier die sonst an der Bursa seminalis befestigten Chitinmundstücke mitsamt dem sie tragenden Teile der Bursawandung vom weiblichen Genitalkanal abgelöst haben, so daß letzterer vorn offen ist (S. 15—16).

Die von mir (*22*, pag. 1980 ff.) aufgestellten Bestimmungstabellen für die Familien und Gattungen der *Acoela* müssen, wenn wir die beschriebenen neuen nordamerikanischen Formen sowie das, während des Druckes vorliegender Arbeit von Löhner und Micoletzky beschriebene neue Genus *Monochoerus* (*38* a) unterbringen wollen, geändert werden. Sie gestalten sich nunmehr folgendermaßen:

I. *Acoela* mit einer einzigen Geschlechtsöffnung
 I. Familie **Proporidae**.
- A. Proporidae ohne Bursa seminalis.
  - aa. Selbständige Chitinmundstücke fehlen.
    - a. Penis einfach.
      - 1. Pharynx eine lange Röhre, Körper gestreckt
 1. Gattung *Proporus*.
      - 2. Pharynx fehlend oder sehr kurz, Körper scheibenförmig . . . . . . 2. Gattung *Haplodiscus*.
    - b. Penis doppelt . . . . 3. Gattung *Childia* n. g.
  - bb. Zahlreiche selbständige Chitinmundstücke vorhanden
 4. Gattung *Anaperus* n. g.

B. Proporidae mit einer Bursa seminalis (und einem Bursamundstück) . . . . 5. Gattung *Otocelis*.

II. *Acoela* mit zwei Geschlechtsöffnungen und einer Bursa seminalis II. Familie Convolutidae[1].

A. Chitinöse Bursamundstücke fehlen . 6. Gattung *Aphanostoma*.

B. Chitinöse Bursamundstücke vorhanden.

a. Mit einem einzigen Bursamundstück

1. Das Bursamundstück mündet in das Antrum femininum . . . . 7. Gattung *Convoluta*.

2. Das Bursamundstück mündet in das Parenchym 8. Gattung *Monochoerus*.

b. Mit zwei oder mehr Bursamundstücken.

1. Mit normal bloß zwei Bursamundstücken, ohne Schwanzfäden . . . . . . 8. Gattung *Amphiscolops*.

2. Mit vielen (bis 50) Bursamundstücken, mit Schwanzfäden . . . . . . 9. Gattung *Polychoerus*.

II. Rhabdocoela.

Familie **Catenulidae**.

(Graff *22*, pag. 2513).

Vertreter sämtlicher fünf Gattungen dieser Familie sind schon durch die bisherigen Beobachter in den U. S. A. beobachtet worden.

Catenula gracilis (Leidy). Von Leidy (*32*, pag. 125) bei Philadelphia gefunden und als *Anortha* g. beschrieben. Da sie schon von Leuckart (*35*, pag. 350) als eine *Catenula* erkannt wurde und nichts darbietet, was sie von der europäischen *C. lemna* (Ant. Dug.) specifisch unterschiede, so handelt es sich wahrscheinlich um eine einzige Europa und Nordamerika gemeinsame Art.

Stenostomum leucops (Ant. Dug.). Durch Silliman (*49*) in der Monroe County, N. Y., Ott (*43*) in Ann. Arbor, Mich., Child (*5*) in Chicago, Ill., Pearl (*46*) und Woodworth (*57*, pag. 12) in Havana, Ill., beobachtet.

S. grande (Child). Von Child (*5*) bei Chicago gefunden.

S. agile (Sillim.). Von Silliman (*49*, pag. 53) in der Monroe County, N. Y., gefunden.

Rhynchoscolex simplex Leidy. Von diesem (*32*, pag. 125) bei Philadelphia, Pa., beobachtet. Die Leidysche Beschreibung bietet

[1] An einer Stelle meines letzten Systems (22, pag. 1980) fälschlich als Aphanostomidae bezeichnet.

keinen Anhaltspunkt um diese Art von der europäischen Art *Rh. vejdovskyi* Sekera (*48a*) unterscheiden zu können.

Microstomum lineare (Müll.). Von Silliman (*49*) in der Monroe County, von Woodworth (*55, 56*) in West Twin Lake, Mich., und Ward (ebendaselbst) im Old channel, Round Lake bei Charlevoix, Mich., gefunden.

M. caudatum Leidy. Von Leidy (*32* a, pag. 350) bei Philadelphia, Pa., von Silliman (*49*) in der Monroe County, N. Y., von Woodworth (*55, 56*) im West Twin Lake bei Charlevoix, Mich., gefunden.

M. philadelphicum Leidy (*32* a, pag. 350) ist ebenso wie die mit ihr bei Philadelphia, Pa., gefundene Art,

M. variabile Leidy ganz ungenügend charakterisiert, und da auch Ward, der sie von Charlevoix, Mich., anführt (*55* u. *56*) nichts näheres angegeben, müssen beide als Species dubiae bezeichnet werden.

Alaurina prolifera W. Busch wurde durch J. W. Fewkes (*7a*) bei Newport, N. Engl., konstatiert.

Ich habe die folgenden amerikanischen Catenuliden beobachtet.

Stenostomum leucops (Ant. Dug.).

Ich fand diese Art sehr häufig in den West wide waters von Rochester. Die Solitärtiere waren 0,64 mm, Ketten von vier Zooiden 1,5 mm lang. Die Länge der nadelförmigen Rhabditen ist gleich etwa der halben Dicke des Epithels. Exemplare, die ich in den Tümpeln von Ontario beach sammelte, hatten massenhafte *Opalina*-ähnliche Infusorien in ihrer Leibeshöhle, die sich daselbst lebhaft bewegten.

Stenostomum grande (Child).

Taf. II, Fig. 13—16.

Ich zweifle nicht daran, daß die von mir in den West wide waters von Rochester, N. Y., sowie in den brackischen Tümpeln von Falmouth, Mass., massenhaft gesammelten orangegelben Stenostomen identisch sind mit der von Child (*5*) zu seinen Studien benutzten Art, wenngleich das nach seiner Darstellung in erster Linie für diese Species charakteristische Organ — die ein bis drei nach außen vorspringenden Ringfalten der hinteren, von ihm als »Oesophagus« bezeichneten Hälfte des Pharynx — keinen konstanten Charakter, sondern eine vorübergehende Kontraktionsphase darstellt. Ketten aus vier bis sechs Zooiden haben eine Länge von 2—2,2 mm. Der vor dem Mund gelegene Teil,

besonders das abgerundete, schnabelartig vorstreckbare und Tastbewegungen vollführende Vorderende (Taf. III, Fig. 13) erscheint bei Lupenbetrachtung weiß, die Haut hellgelb, der Pharynx etwas dunkler und der Darm (*da*) bisweilen fast orangegelb. Die am Körper 12 μ hohe, im Rüsselteile noch etwas höhere Hautschichte (Fig. 16) enthält mit Ausnahme des Vorderendes einen ähnlichen Farbstoff wie der Darm, und ist im äußeren Drittel ihrer Dicke dicht besetzt mit feinen Rhabditen, die ganz besonders dicht das rüsselartige Vorderende besetzen. Ihre Form ist die von geraden in ganzer Länge gleich dicken Stäbchen von 4 μ Länge.

Zu beiden Seiten des Mundes, ein Stück hinter dem Gehirn liegen die je etwa 12 μ breiten und aus etwa 25 Kügelchen bestehenden schüsselförmigen Organe (*so*).

Der muskulöse, fast cylindrische Pharynx (*ph*) erweist sich im gestreckten Zustande als nur in seiner vorderen Hälfte mit ziemlich locker zerstreuten Drüsen besetzt, der Darm ist schwach eingeschnitten und enthält die gelben Körnchen in seinen Epithelzellen (Fig. 15) eingeschlossen. Seinen Inhalt bilden kleine Daphniden, Rotatorien, Naiden und deren Stacheln sowie Diatomeen.

Die schon von Child betonte wechselnde Stellung des Excretionsporus kann ich bestätigen. In der Regel vom Hinterende des Darmes etwa doppelt so weit entfernt als vom Schwanzende (Taf. II, Fig. 14 *eö*), kommt er doch bisweilen auch an das Hinterende zu liegen.

Stenostomum agile (Sillim.).

Taf. II, Fig. 17—19.

Diese, indessen auch in der Schweiz und in Böhmen beobachtete Art, findet sich sehr häufig in der Umgebung von Rochester. Ketten von zwei Zooiden messen 1,5 mm, solche von fünf Zooiden (gebildet dadurch, daß das II. Zooid einer aus vier Zooiden bestehenden Kette hinten schon die Neuanlage eines Tochterzooids aufweist, ehe eine solche noch in den andern zu finden ist) 4 mm. Der Körper ist farblos, die Haut enthält massenhafte 2—4 μ lange Rhabditen (Fig. 18). Der lange Pharynx trägt in ganzer Ausdehnung locker verteilte Drüsen (*ph*). Der Darm (*da*) enthält rundliche fettglänzende Tropfen und zwischen diesen feine, gelblichgrüne Körnchen, die die Darmfarbe bedingen. Das Hinterende des Körpers trägt Klebzellen und kann sich mit diesen sehr fest anheften. Der Excretionsapparat gleicht ganz jenem von *St. leucops*. Das Vorderende des Körpers setzt sich nicht als Rüssel

ab, sondern ist allmählich verjüngt und läßt deutliche quere »Muskelplatten« erkennen.

Da Silliman angibt, daß die Wimpergrübchen »von Nervenzweigen, die aus dem vorderen Gehirnlappen entspringen«, innerviert werden (vgl. auch seine Fig. 16), so sei auf meine Fig. 17 verwiesen, die, das Vorderende des Körpers im gestreckten Zustande darstellend, zeigt, daß auch hier wie bei *St. leucops* und *grande* der vordere Gehirnlappen sich direkt an die Wimpergrübchen (*wgr*) anlegt. Außerhalb der Wurzeln der ventralen Längsnervenstämme gehen vom Gehirn kurze Nerven ab zu den Linsenorganen (*lo*). Diese bestehen (Fig. 19 *A*) aus einer bis 8 μ breiten Blase, deren feine Wand (*a*) bei den Kontraktionen des Körpers ihre Form wechselt, so daß angenommen werden muß, sie sei weich und erfüllt von Flüssigkeit. Die im Hinterende der Blase enthaltene stark lichtbrechende Linse ist 4 μ breit, und soll nach Silliman (*49*, tab. III, fig. 3) auf der Mitte ihrer Vorderwand ein kleines Höckerchen tragen. Nach meinen Untersuchungen handelt es sich um ein Kügelchen (Taf. II, Fig. 19*A b*), das in einer Vertiefung der vorderen Linsenwand liegt. Bisweilen erscheint letztere fein gekörnelt (19*B*) und die Blasenwand mit einer Reihe von Strichelchen (19*A a*) oder Fältchen versehen.

Stenostomum coluber Leydig.

An einem der letzten Tage meines Aufenthaltes in Woods Hole brachten die von einer Exkursion nach Falmouth, Mass., heimkehrenden Herren Prof. Child und Dr. Wilhelmi ein Tier heim, welches ich damals, da meine Literatur schon verpackt war, nicht mehr bestimmen konnte. Sie hatten es in den brackischen Teichen unter Steinen zugleich mit Tricladen gesammelt. Hierher zurückgekehrt sah ich, daß der Habitus des Tieres und seine lebhafte Schlängelung ganz mit der von Leydig (*34*) für die genannte Art gegebenen Beschreibung und Abbildung übereinstimmt.

Stenostomum tenuicauda n. sp.

Taf. II, Fig. 20—23.

Diese Form fand ich bei Rochester in den West wide waters, sowie besonders massenhaft in austrocknenden Wassergräben beim Canandeigua-See und zwischen Spirogyren des Fischzuchtteiches von Cold Spring Harbor.

Das schlanke Tier wird in Ketten von vier Zooiden (Fig. 20) 1,5 mm lang. Die an den Seiten des Körpers etwa 6 μ, am Vorderende bis 10 μ

hohe Haut ist farblos und enthält massenhaft (Fig. 20, bei *rh*) kleine Rhabditen (Fig. 21) von einer Länge bis 4 μ. Das Pharyngealepithel ist rötlichbraun (Fig. 20 *ph*), der Darm mit Ausnahme der Drüsenzellen (*dd*) hellgelb. Das Hinterende zieht sich in einen sehr schlanken, $^1/_7$—$^1/_{10}$ der Körperlänge ausmachenden Schwanz (*s*) aus, dessen Spitze mit Klebzellen besetzt ist. Die lichtbrechenden schüsselförmigen Organe (Fig. 22) haben eine Breite von 12 μ und ihre Kügelchen scheinen einen sehr lockeren Zusammenhalt zu besitzen, da man häufig einzelne abgetrennt sieht. An der Dorsalfläche des Schwänzchens, aber viel näher zum Darm- als zum Hinterende findet sich die Excretionsöffnung (*eö*). Das Ende des Excretionshauptstammes (Fig. 23) erscheint rosenkranzförmig eingeschnürt.

Nährt sich hauptsächlich von Rotarien, die ja bei Rochester in auffallender Mannigfaltigkeit vertreten sind.

Familie **Microstomidae.**

Subfamilie **Microstominae.**

(Graff *22*, pag. 2516.)

Microstomum davenporti[1] n. sp.

Taf. II, Fig. 24—27.

Bei Woods Hole im Eelpond sowie im Breakwater auf Ulven und Blasentang ziemlich häufig. Auch habe ich diese Art am Strande bei Stamford, Conn., gefischt. Der Körper einer Kette von vier Zooiden mißt in etwas kontrahiertem Ruhezustande (Fig. 24) 1,5 mm. Das Tier ist rascher Schwimmbewegungen fähig und trägt am abgestumpften Hinterende zahlreiche, bis 12 μ lange Haftpapillen (*hp*), die sehr mannigfaltige Formen annehmen (Fig. 26 *a*—*f*). Dieser papillentragende Teil kann sich in toto als Schwanzplatte (Fig. 25 *cp*) abschnüren. Der Körper erscheint weißlich, unpigmentiert, nur der mit Cilien ausgekleidete Darm ist hell-ockergelb. Die Haut ist bloß 3 μ dick, wogegen die keulenförmigen Rhabditen (Fig. 27) bis 12 μ lang werden. Das Vorderende des Körpers ist ganz gespickt mit Rhabditen (Fig. 24 *st*) und in der Region vor und neben der längsovalen Mundöffnung liegen zahlreiche ovale, bis 24 μ lange Rhabditendrüsen (*rhz*), von welchen Stäbchenstraßen zum Vorderende ziehen. Augen fehlen. Die Winpergrübchen sind flacher und treten weniger hervor, als bei andern Arten. Diese Species erinnert an das *M. lucidum* (Fuhrm.), von welchem sie sich aber durch die Form und die Art der Verteilung der Rhabditen unterscheidet.

[1] Benannt zu Ehren des Herrn Ch. B. Davenport, des hochverdienten Direktors der Biologischen Station in Cold Spring Harbor.

Microstomum lineare (Müll.)

Diese Art fand ich zwischen den flottierenden Algen der Pfützen von Ontariobeach Grandvue. Der gelbliche Darm, die ziegelroten Augen und die Nematocysten genau so beschaffen, wie bei den typischen Exemplaren in Europa.

Subfamilie **Macrostomidae.**

(Graff *22*, pag. 2517).

Von diesen waren bisher aus den Vereinigten Staaten zwei Arten der Familie *Macrostomum* bekannt, die ich beide ebenfalls gefunden habe.

Macrostomum appendiculatum (O. Fabr.).

Ich kann zu dem, was von dieser mit *M. hystrix* Örst. identischen Art schon bekannt ist, nichts neues hinzufügen. Silliman (*49*) hat sie in der Monroe County, N. Y., gefunden, ich sammelte sie im Schlamme des Baches, der zu den East wide waters bei Rochester führt.

Macrostomum sensitivum (Sillim.).

Taf. II, Fig. 28—30.

Der Beschreibung Sillimans (*49*, pag. 49, tab. III, fig. 17, 18) füge ich folgendes an. Meine Exemplare erreichen eine Länge von 1,5 mm, die Rhabditen sind massenhaft vorhanden, meist einzeln, aber auch in Paketen zu zwei bis drei in der Haut des ganzen Körpers. Im Vorderkörper finden sich, und zwar besonders zahlreich zu seiten des Gehirns, Stäbchenbildungszellen mit vielen Rhabditen, von welchen Stäbchenstraßen zum Vorderende abgehen. Die Augen sind sehr klein und stehen im ungequetschten Tiere näher beieinander als dies in Sillimans Zeichnung der Fall ist. Die Samenblase (Taf. II, Fig. 29 *vs*) und die Vesicula granulorum (*vg*) erweisen sich an Quetschpräparaten (Fig. 28) durch kurze, eingeschnürte Stücke untereinander und mit dem Penis verbunden. Auch ist die Samenblase nicht selten bedeutend größer als die Secretblase. Die Varianten in der Form des chitinösen Copulationsorgans, namentlich soweit dessen Spitze in Betracht kommt, sind in Fig. 28—30 abgebildet.

Meine Exemplare stammen aus den Brackwasserteichen von Falmouth, Mass.

Familie Prorhynchidae.

(GRAFF *22*, pag. 2518).

Prorhynchus stagnalis M. Schultze.

Die von SILLIMAN (*49*) nur vereinzelt in Bächen der Monroe County, N. Y., gefundene und als *Prorhynchus fluviatilis* Leydig bezeichnete Art halte ich, gleichwie die von LEYDIG untersuchte Form mit andern Turbellariologen für identisch mit M. SCHULTZES *P. stagnalis*. Das Okjekt SILLIMANS ist ohne jeden Grund von GIRARD (*12*, pag. 244) mit dem neuen Namen *P. tenuis* versehen worden. Den letzteren hat dann MOORE (*42*) für seinen bei Philadelphia, Pa., gefundenen *Prorhynchus* adoptiert, obgleich auch dafür keinerlei Grund vorliegt.

Ich habe bei einer Exkursion nach Falmouth, Mass., in den dortigen Brackwasserteichen unter Steinen eine Anzahl von Exemplaren erbeutet und vier davon untersucht: sie unterschieden sich in nichts von dem europäischen *P. stagnalis* M. Schultze.

Familie Graffillidae.

(GRAFF *22*, pag. 2521).

Aus dieser Familie hat kürzlich LINTON (*37*) die erste nordamerikanische Art als *Graffilla gemellipara* beschrieben. Sie lebt an den Kiemen von *Modiolus plicatulus* bei Woods Hole, Mass., und New Haven, Ct., und ist die erste von Amerika bekannt werdende parasitische Rhabdocoelide. Ohne Zweifel werden sich bei genauerem Nachsuchen auch dort wie in Europa (vgl. *18*) zahlreiche parasitische Turbellarien vorfinden.

Familie Dalyelliidae.

(GRAFF *22*, pag. 2524.)

Von den sechs Gattungen dieser Familie schienen bisher, wenn wir von den Species dubiae absehen, bloß zwei in den Vereinigten Staaten vertreten zu sein, nämlich *Dalyellia* und *Jensenia*, und zwar durch folgende drei sichere Arten.

Dalyellia (*Vortex*) *blodgetti* (Sillim.), von SILLIMAN (*49*, pag. 67) aus der Monroe County, N. Y., beschrieben.

Dalyellia (*Vortex*) *armigera* (O. Schm.) von SILLIMAN (*49*, pag. 67) in allen Bächen der Monroe County, N. Y., und von WARD (in: WOODWORTH *55*, pag. 242 und *56*, pag. 95) in New Baltimore, Lake St. Clair, Mich., gefunden.

Jensenia (*Vortex*) *pinguis* (Sillim.). Von SILLIMAN (*49*, pag. 65 bis 67, tab. IV, fig. 11—16) aus Blodgetts Creek, Monroe County, N. Y., beschrieben.

Dazu kommen die Species dubiae:

Derostoma elongatum Schmarda (*48*, pag. 7, tab. I, fig. 9) aus Brackwasser bei New Orleans,

Prostoma marginatum Leidy (*31*, pag. 251) aus Süßwassergräben bei Philadelphia, Pa., und

Vortex bilineata Woodw. = *Vortex* sp. Ward, von WARD (*56*, pag. 95) im Round Lake bei Charlevoix, Mich., gefischt und von WOODWORTH (*55*, pag. 242) benannt.

Von den drei letztgenannten Arten ist kaum soviel bekannt, um die Gattungszugehörigkeit sicherzustellen. — Nach meinen Untersuchungen scheint im Süßwasser Nordamerikas die Gattung *Dalyellia* besonders reich vertreten zu sein. Meine Ausbeute in Rochester fügt zu den bis 1. August 1906 von der ganzen Erde bekannt gewesenen 36 sicheren Arten nicht weniger als 10 neue, darunter eine Art, bei welcher — als erster in dieser Gattung — die Chitinteile am männlichen Copulationsorgan auf ein Minimum reduziert sind. In bezug auf die in den folgenden ausführlichen Beschreibungen, sowie in der nach dem Bau der Chitinteile des Penis hergestellten Übersichtstabelle zur Anwendung kommenden technischen Ausdrücke sei auf meine zusammenfassende Darstellung (*22*, pag. 2265 ff.) verwiesen.

Dalyellia inermis n. sp.

Taf. III, Fig. 1—3.

Im Bodensatz des Baches, der zu den East wide waters führt, fand ich ein Exemplar dieser merkwürdigen Art. Bei einer Länge von 0,6 mm ist der Körper platt und bei auffallendem Lichte weiß. Die Kriech- und Schwimmbewegungen sind sehr lebhafte, dabei ist (Fig. 1) das Vorderende stark verschmälert und terminal zugerundet, während der Körper vom Beginn des zweiten Drittels angefangen sich stark verbreitert und vom dritten Drittel an allmählich zu dem breit abgerundeten Hinterende zugeht. Dieses trägt an seiner Spitze ein Caudalwärzchen, wie es sich ähnlich bei Arten der Gattung *Phaenocora* vorfindet. Doch kann sich das mit Klebzellen besetzte Hinterende gleich einer Saugscheibe vom Rest des Körpers durch eine Einschnürung absetzen (Fig. 2).

Der Mund (Fig. 1 *m*) liegt etwa am Ende des ersten Fünftels, dahinter der tonnenförmige, einen breiten Saum besitzende Pharynx (*ph*) am Vorderende des gelben weiten Darmsackes (*da*). Halbweges zwischen Mund und Vorderende gewahrt man die, voneinander ebensoweit wie von den Seitenrändern entfernten Augen (*au*), die aus einem, bei auffallendem Licht mattgelb erscheinenden Pigment bestehen; kleinere Häufchen des gleichen Pigmentes sind namentlich in der hinteren Circumferenz der Augen zerstreut. Zu seiten der hinteren Partie des Pharynx beginnen die beiden mächtigen, schwach eingeschnittenen Dotterstöcke (*vi*), die sich hinten zu einem gemeinsamen Dottergang vereinigen, welcher zugleich mit dem Ausführungsgange des keulenförmigen Germariums (*ge*) zu der, am Beginne des letzten Siebentels des Körpers liegenden Geschlechtsöffnung (*gö*) zieht. Die gestreckten, schwach eingeschnittenen Hoden (*te*) liegen am Rande des dritten und vierten Fünftels des Körpers und vor der Geschlechtsöffnung sieht man das ovale männliche Copulationsorgan (*co*). Es umschließt eine centrale Samenblase (Fig. 3 *vs*), die sich allein in den von einer Chitinmembran ausgekleideten Ductus ejaculatorius (*ch*) öffnet, während das Kornsecret (*ks*) in der Umgebung des letzteren angehäuft ist und in den kurzen männlichen Genitalkanal eintritt.

Beschaffenheit des Copulationsorgans, Körperform und Augen erinnern an die Gattung *Phaenocora*, wogegen die Beschaffenheit der Vitellarien und die Lage der Geschlechtsöffnung jene der *Dalyellia*-Arten sind. Diese Kombination von Charakteren zweier Gattungen veranlaßt mich, die unvollständigen Befunde zu publizieren, die hoffentlich bald durch eine Darstellung des Excretionsapparates Ergänzung finden werden.

Dalyellia rochesteriana n. sp.

Taf. III, Fig. 4.

Von kaum 1 mm Länge stimmt diese Art in ihrer ganzen Organisation so sehr mit der *D. rheesi* (S. 44) überein, daß man die von letzterer gegebene Gesamtdarstellung (Taf. III, Fig. 19) mit wenig Vorbehalten für unsre in Rede stehende Form adoptieren könnte. Sehr kleine dermale Rhabditen finden sich in der farblosen Haut spärlich, meist einzeln, zerstreut. Der Körper ist sehr durchsichtig, das bräunliche Mesenchympigment ist lange nicht so reichlich vorhanden wie in Fig. 19. Der Darm ist rötlich-ockergelb. Der wichtigste Unterschied beruht jedoch in der Lage der Geschlechtsöffnung, die hier den Beginn des

letzten Drittels (gleich hinter dem Darm!) bezeichnet, und im Bau des Copulationsorgans.

Während bei *D. inermis* ein eigentlicher Chitinpenis (vgl. *22*, pag. 2250 u. 2264) ganz fehlt, hat er hier die einfachste Gestalt unter allen *Dalyellia*-Arten. Das Copulationsorgan (Fig. 4) besteht aus einer Samenblase (*vs*) und einem papillenartig an letztere anschließenden Secretbehälter (*ks*), welcher durch die Spitze seiner Scheide in den Genitalkanal oder vielmehr in die Basis des Chitinpenis (*ch*) mündet. Dieser stellt eine proximal sehr ausgebauchte, dickwandige Chitinrinne dar, die dorsal offen ist und sich in ihrem distalen Ende zu einer feinen, schwach ventralwärts abgebogenen Spitze auszieht.

Das einzige Exemplar fand sich in dem zu den East wide waters ziehenden Bache.

Dalyellia dodgei[1] n. sp.

Taf. II, Fig. 31—42.

Die häufigste und verbreitetste Rhabdocoele bei Rochester, die sich zur Zeit meines dortigen Aufenthaltes überall vorfand. Ihre Länge beträgt selten mehr als 1 mm, und Fig. 31 stellt ihre Gestalt bei sehr schwacher Quetschung dar. Das Vorderende ist quer abgestutzt und sogar median etwas eingebuchtet und das nach hinten sich langsam verbreiternde erste Körperdrittel mit Gehirn und Pharyngealapparat erscheint fast ganz hyalin, während das zweite durch den grünen Darm (*da*) bezeichnet ist und das dritte, Geschlechtsöffnung (*gö*) und Uterus (*E*) enthaltende rasch zu dem zierlichen, an seiner Spitze mit Klebzellen (*hp*) besetzten Schwänzchen zuläuft, das sich äußerst fest an seine Unterlage anheften kann.

Die Hautschicht ist ganz farblos und enthält kleine Häufchen von dermalen, an beiden Enden stumpfen und in ihrer Länge der Epitheldicke gleichkommenden Rhabditen (Fig. 32). Enorm stark ist der Hautmuskelschlauch. Die Ringfasern sind einschichtig, aber sie haben einen vierseitigen Querschnitt und sind dicht angereiht; die Längsfasern schwächer, aber zu drei bis fünf übereinander liegend. Die in ihrer Intensität schwankende sepiabraune Marmorierung (*pi*) wird ausschließlich durch Pigmentzellen des Mesenchyms und deren Ausläufer hervorgerufen. Die unmittelbar unter dem Hautmuskelschlauch liegenden Pigmentzellen dringen zwischen die Längsfasern des Hautmuskelschlauches ein, so daß die äußerste Zeichnung aus unterbrochenen

[1] Benannt zu Ehren meines verehrten Kollegen und Freundes Prof. CHAS. W. DODGE in Rochester.

Strich-Linien gebildet wird, wogegen die tieferen Pigmentschichten reticulären Charakter tragen. Die beiden, dem querausgezogenen Gehirn (*g*) aufliegenden Augen sind mit einem schwarzen, nierenförmigen und seine Concavität nach außen kehrenden Pigmentbecher versehen; sie sind voneinander erheblich weiter entfernt als vom Seitenrande des Körpers.

Merkwürdige Verhältnisse bietet der Pharyngealapparat. Der Mund (*m*) liegt subterminal auf der Bauchfläche und führt in eine lange Pharyngealtasche, die sich schließlich — wie das beim Pharynx rosulatus und doliiformis die Regel zu sein pflegt (vgl. *22*, pag. 2099ff.) — hinter dem Greifwulst (*gw*) anheftet. Bei der vorliegenden Art war nicht bloß die, auf großer Contractilität beruhende, Schwankung in der Länge des Greifwulstes (vgl. Fig. 31 u. 34) auffallend, sondern auch der Umstand, daß sich vom Lumen des Pharynx, und zwar an der Stelle, wo die Innenwand des Greifwulstes in das Pharynxlumen übergeht, ein Kranz von fingerförmigen Papillen — ich zählte deren zehn — in das Lumen vorspringt, der sich bald weit über den freien Rand des Greifwulstes (*gw*) in die Pharyngealtasche vorstreckt (Fig. 34 *gp*), bald als eine Rosette von Papillen in den Grund des Greifwulstes zurückzieht (Fig. 31). Wenn der zurückgezogene Pharynx sich langsam vorzustoßen beginnt, so entfaltet er schließlich zunächst den Greifwulst und erst dann allmählich den Papillenkranz, bis dieser zum freien Rande des Greifwulstes hervortritt. An der Grenze zwischen Pharynx und Darm mündet ein mehrfacher Kranz von Speicheldrüsen (*spd*). Der Darm (*da*) ist meist von Algen erfüllt, denen er seine grüne Farbe verdankt.

Die Dotterstöcke (*vi*) sind langgestreckt und mehr oder weniger tief eingeschnitten und vereinigen sich zu einem gemeinsamen Dottergang. Der keulenförmige Keimstock (Fig. 31 u. 33 *ge*) besitzt ein in den Oviduct eingeschaltetes muskulöses Receptaculum seminis (*rs*). Unterhalb der Einmündung des letzteren geht aus dem Atrium nach hinten der Uterus (*u*) ab, in welchem ich immer nur ein einziges ovales Ei (*E*) vorfand. Dessen Schale ist je nach dem Alter hellgelb bis braun (Fig. 31 u. 42), seine Form erscheint bald als ein gleichmäßiges Oval, bald nach den beiden Enden rascher verjüngt (Fig. 42). Die beiden Durchmesser des Eies betragen 120 : 72 μ, und ich sah niemals mehr als eine Eizelle in einer Schale.

Die beiden gestreckten, schwach eingeschnittenen Hoden (Fig. 31 *te*) gehören ihrer Hauptmasse nach dem dritten Viertel des Körpers an. Die Vasa deferentia gehen vermutlich von ihren vorderen Enden oder

nahe diesen ab, da die Samenblase des männlichen Copulationsorgans (*vs*) bis über die Körpermitte nach vorn verlagert ist. Die Spermien sind lange feine Fäden. Die außerordentliche Länge des männlichen Genitalkanals (*mgc*) sowie der Bursa copulatrix (*bc*) zeichnen zusammen mit der ganz eigenartigen Beschaffenheit der chitinösen Copulationsorgane die vorliegende Art vor allen ihren Gattungsgenossen aus.

Die Vasa deferentia schwellen zu falschen Samenblasen (Fig. 35 *vs,*) an, ehe sie dicht nebeneinander in den First der Samenblase (*vs*) eintreten. Der Ductus ejaculatorius mündet, umgeben von Körnerdrüsen (*kd*) in das blinde Ende des männlichen Genitalkanals (*mgc*). Im distalen Teile des letzteren, durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum (vgl. Fig. 31, 33, 35) vom Ductus ejaculatorius getrennt, finden sich die Chitinteile des männlichen Copulationsorgans. Sie bestehen aus einer Basalplatte (*ql*), die von flachen Höckern (Fig. 36) oder Zähnen (Fig. 35) bedeckt und an ihrem proximalen Ende eingeschnitten, vom distalen Rande (Fig. 36) acht Stacheln (*s*) entsendet, von welchen sich die beiden mittleren (*s,*) durch besondere Länge (sie sind zwei- bis dreimal so lang als die übrigen) auszeichnen. Doch sind auch unter den sechs kürzeren Stacheln bald größere (Fig. 36) bald geringere (Fig. 33 u. 35) Längenunterschiede wahrzunehmen. Außer diesen Stacheln geht vom Basalstück noch ein Hohlstachel ab, der einem Trinkhorn vergleichbar an seinem Ursprung am weitesten ist und hier eine längliche Öffnung besitzt (Fig. 36 *st*, Fig. 37). Sowohl die Umrisse dieser Öffnung als auch die Art der Krümmung des Hohlstachels variiren und in Fig. 35 ist ein Fall dargestellt, in welchem der Hohlstachel (*st*) nicht direkt vom Basalstück (quere Chitinplatte, *ql*) entspringt, sondern mit diesem durch einen Fortsatz des Basalstückes (*ql,*) in Verbindung steht. Zugleich weist der Hohlstachel hier eine von den übrigen beobachteten dadurch abweichende Gestaltung auf, daß er nicht spitz endet, sondern mit einer Auftreibung, die an das Mundstück einer Trompete erinnert. Fig. 33 zeigt, wie die Copulationsorgane im Körper liegen, aber die spezielle Bedeutung dieser Chitinbildungen ist uns einstweilen ein Rätsel.

Die Bursa copulatrix erstreckt sich ebensoweit oder selbst noch weiter nach vorn als die Samenblase. Was zunächst ihre Form angeht, so erscheint sie bald als ein gestreckter einfacher Sack (Fig. 33 *bc*), bald mit einer Auftreibung an ihrem blinden Ende (Fig. 39), bald endlich an letzterem in größerer oder geringerer Ausdehnung spiralig eingerollt (Fig. 31 u. 38). Die Wand der Bursa ist muskulös und die sie auskleidende dünne glänzende Membran (Fig. 38 *i*) ist oft fein ge-

fältelt. Der Inhalt besteht kurz nach erfolgter Begattung aus Spermien und Häufchen von Kornsekret. Später findet man ein bis zwölf Stück eigentümlicher Gebilde darin, die ich für Spermatophoren halte. Im fertigen Zustande (Fig. 41) stellen sie drehrunde bis 0,3 mm lange und 5 μ breite Stränge dar, die sich ganz allmählich an ihren, meist etwas eingerollten Enden zuspitzen und bei starker Vergrößerung als ein Bündel parallel liegender Spermien erweisen, die von einem glänzenden Secret zusammengehalten werden. Dieses Bindemittel entsteht aus der Umwandlung des Kornsecretes, und eine Scholle dieses letzteren (*ks*) ist es, an welche sich die Spermien mit einem Ende anheften um mit dem Reste ihres Körpers sich zum Bündel (*sph*) zusammenzulegen und in den Bursastiel hineinzuhängen. Eine einzelne solche Spermatophore, wie sie in Fig. 40 abgebildet ist, zehrt allmählich ihr Kornsecret, die Körner verflüssigend, auf und erhält damit die definitive, an Nematoden erinnernde Gestalt (Fig. 41).

Dalyellia eastmani[1] n. sp.

Taf. III, Fig. 5—8.

In einer Anzahl von Exemplaren gefischt in dem moorigen Wasser des South Goodman Street peatbog in Rochester.

Das $^1/_3$—$^1/_2$ mm lange Tier verjüngt sich rasch zu dem kurzen, mit Klebzellen besetzten Schwänzchen und ist ganz farblos bis auf eine schwachgelbliche Mesenchymflüssigkeit, in welcher kleinere oder größere Kügelchen (Fig. 6) herumschwimmen, die zimmtbraune Körnchen in einer heller braunen Flüssigkeit einschließen. In der Haut finden sich zu eins bis zwei verteilt kurze und relativ dicke, an beiden Enden abgerundete Rhabditen von 4 bis höchstens 6 μ Länge. Der Mund (Fig. 5 *m*) liegt halbweges zwischen Vorderende und Gehirn (*g*), das letztere trägt zwei schwarze, voneinander und vom Seitenrande gleich weit entfernte Augen mit großen Linsen. Der Pharynx (*ph*), seine Speicheldrüsen (*sp*) sowie der Darm (*da*) bieten nichts bemerkenswertes. Die beiden langgestreckten Dotterstöcke (*vi*) beginnen dicht hinter dem Pharynx und umrahmen den Darm, indem sie dicht hinter ihm zu einem gemeinsamen Dottergange verschmelzen. Sie erscheinen papillös, doch wachsen bei voller Entwicklung die anfangs kugeligen Papillen zu fingerförmigen Läppchen aus. Der Germiduct trägt ein ungestieltes kugeliges Receptaculum seminis (*rs*). Die Geschlechtsöff-

[1] Benannt zu Ehren des hochherzigen Bürgers von Rochester, dem die dortige Universität das Institutsgebäude verdankt, in welchem ich arbeitete.

nung (*gö*) liegt etwa in der Mitte zwischen dem Hinterende des Darmes und der Schwanzspitze, und ist umgeben von den, glänzende Körnchen enthaltenden Atriumdrüsen, deren lange Ausführungsgänge radiär heranziehen. Der Uterus liegt bald vor, bald hinter der Geschlechtsöffnung und enthält immer nur ein einziges, lebhaft zimmtbraunes Ei (*E*), dessen Durchmesser 13 : 80 μ betragen.

Die beiden länglichen, glatten Hoden (*te*) liegen im mittleren Drittel des Körpers und das männliche Copulationsorgan zieht, wenn es nicht durch ein Ei zur Seite gedrängt ist (wie in Fig. 5 *ch*), in der Mittellinie vom Atrium nach vorn, während dicht neben ihm die Bursa copulatrix (*bc*) sich anheftet. Das Copulationsorgan besteht aus einer kugeligen Samenblase (Fig. 7 *vs*), welche durch ein kurzes Röhrchen oder eine einfache starke Einschnürung mit der Vesicula granulorum (*vg*) verbunden ist, an deren distalem Ende dann ein Kranz von 15—18 Hohlstacheln (*ch* und Fig. 8) ansitzt. Die Insertionen dieser Stacheln sind von einem Bündel von Ringmuskeln umzogen, welches wahrscheinlich nur einen Teil des Muskelapparates darstellt, der beim Vorstoß den Stachelkranz ausbreitet und zurückschlägt, wie dies bei andern Arten mit Stachelkränzen der Fall ist [1]. Ein Sphinkter (*ö*) trennt den, den Stachelapparat enthaltenden Raum vom Reste des männlichen Genitalkanals.

Die Bursa copulatrix übertrifft weitaus an Umfang das Copulationsorgan. Sie besteht aus zwei Abschnitten: einem muskulösen Stiel, der sich proximal zu einem birnförmigen weiten Raum erweitert (Fig. 7 *bc*) und einem zweiten querovalen Abschnitte (*bc,*), welcher vermittelst einer in den großen distalen Raum hineinhängenden Ringfalte (*bc,,*) die Kommunikation zwischen beiden herstellt. Der distale Raum enthält bald Ballen von Kornsecret nebst Spermamassen, bald nur erstere (*sb*). Der erste Fall betrifft wahrscheinlich Individuen bald nach erfolgter Copula, der zweite, in Fig. 7 dargestellte, ein späteres Stadium, in welchem sämtliche Spermien und ein Teil des Kornsecretes in den Blindsack (*bc,*) übergewandert sind. Das Sperma ist hier in Form rundlicher, von einem hellen Hof umgebener Häufchen (im ganzen etwa 10—12) verteilt, und wir haben es demnach mit der Bildung von Nebenblasen zu tun, wie sie bei der Bursa seminalis von Arten der verschiedensten Gattungen (22, pag. 2371), jedoch noch niemals bei einer Bursa copulatrix beobachtet worden sind.

[1] Vgl. *D. sexdendata* (Graff), *14*, tab. XIII, fig. 20.

Dalyellia blodgetti (Sillim.).

Taf. III, Fig. 9.

Gefunden im Eriekanal bei Rochester in zwei Exemplaren. SILLIMAN (*49*, pag. 68, tab. IV, fig. 16) sagt: »Das Copulationsorgan besteht aus einem chitinösen Rohr, welches sechs Stacheln an seinem unteren Ende trägt«. Ich fand acht Stacheln, die große Ähnlichkeit mit den von mir für *D. sexdentata* abgebildeten (*14*, tab. XIII, fig. 18) besitzen, ohne daß jedoch zwischen dem Basalstück und dem mit einer Anschwellung beginnenden distalen Teil der Stacheln ein Gelenk, wie dort, wahrzunehmen war. Auch ist die das Basalstück der Stacheln umschließende Röhre nicht chitinisiert, sondern häutig und stellt den männlichen Genitalkanal dar, der durch eine Öffnung (*ö*) in das Atrium commune mündet.

Dalyellia rossi[1] n. sp.

Taf. III, Fig. 26—31.

Wenig über 1 mm lang und in der Gestalt des ungequetschten Körpers der *D. rheesi* (Fig. 18 u. 19) gleichend. Die Farbe ist ein helleres oder dunkleres rötlichgelb bis zimmtbraun und wird durch zweierlei Mesenchympigmente hervorgebracht: rundliche von einer hellgelben Flüssigkeit erfüllte Zellen (Fig. 26 *pz*) und zimmtbraune Körnchen, die zum Teil in dieser gelben Flüssigkeit suspendiert, zum Teil in den Balken des Reticulum (*pr*) abgelagert sind. Je nach der Menge des einen oder des andern Elementes ist die Färbung mehr gelblich oder mehr zimmtbraun. Wenn die Körnchen sehr zahlreich sind, so findet man sie auch an der Wand des Pharynx in Längsreihen gelagert. Das Epithel der Haut ist stets unpigmentiert, das Hinterende des kurzen Schwänzchens ist mit Haftpapillen besetzt. Die beiden nierenförmigen, linsentragenden Augen sind braun bis schwarz und am ungequetschten Tiere fast gleich weit von einander wie von den Seitenrändern entfernt. Der Mund liegt dicht hinter dem Vorderende, der Pharynx trägt einen breiten, mit Papillen besetzten Saum (ph_1), an dessem hinteren Rande sich die quer zum Integumente ziehenden Fixatoren des Pharynx inserieren. Hinter dem kurzen Oesophagus (Fig. 27 *oe*), den Darmmund umkränzend, finden sich etwa 30, von glänzenden Körnchen erfüllte Zellen (Fig. 26 u. 27 *z*). Der rundliche Darm (*da*) ist hell bräunlich-gelb gefärbt.

[1] Benannt zu Ehren des trustee der Universität Rochester, Mr. Ross.

Das in Fig. 26 abgebildete Individuum stand in voller männlicher Reife, doch waren die weiblichen Gonaden, wie namentlich die Dotterstöcke (*vi*) zeigen, noch nicht ganz ausgebildet. Die Hoden (*te*) sind längliche, mehr als ein Drittel der Körperlänge einnehmende Säcke, die sich hinten allmählich in die Vasa deferentia (*vd*) verschmälern, welche von vorn und seitlich in die kugelige Samenblase (*vs*) münden. An diese schließt sich als eine Papille (*pp*) das viel kleinere Secretreservoir. Zu Seiten des letzteren liegen die beiden Stiele (*st*) des Chitinpenis (Fig. 31). Sie haben bei diesem Individuum eine Länge von 52 μ, während die auffallend breiten und kräftigen Endäste (*ea*) 80 μ lang sind. Von diesen trägt der eine (ea_2) eine Reihe von zehn, von der Basis zur Spitze an Länge abnehmende, schlanke und schwachgekrümmte Stacheln — der erste mißt 25 μ, der letzte 3,5 μ, doch kommt es vor, daß der erste Stachel dieses Endastes bis 40 μ mißt und dementsprechend auch der zweite bis vierte entsprechend länger sind. Alle diese Stacheln sind schaufelförmig gestaltet, wie ich sie von *D. viridis* (G. Shaw) abgebildet habe (*14*, tab. XII, fig. 13). Der andre Endast (ea_1) trägt sieben Stacheln, von welchen der erste bis sechste zwar gleiche Form aber viel kräftigere Ausbildung zeigen, wie jene des andern Endastes, wogegen der siebente als flacher fast dreiseitiger Zahn gestaltet ist. Die Breite der Basis beträgt bei ihm 3 μ gegen 1 μ bei den andern Stacheln dieses Endastes. Beim Ursprung der Endäste geben die Stiele jederseits zwei kurze Fortsätze nach innen ab. Von diesen verschmelzen die beiden dorsalen miteinander zu dem dorsalen Querbalken, von welchem mit breiter Basis der dolchförmige Medianfortsatz (*md*) entspringt. Dieser zeigt bisweilen ganz deutlich an seiner Basis eine Quernaht, durch welche er am Querbalken eingelenkt ist. Dem dorsalen entspricht bauchseits ein ventraler Querbalken, der sich in den rinnenförmigen ventralen Medianfortsatz (*mv*) verlängert. Der letztere ist an der Spitze abgerundet, und seine Länge übertrifft sowohl den dorsalen Medianfortsatz als auch die beiden Endäste.

Zu dieser Beschreibung seien folgende Varianten des Chitinpenis verzeichnet:

A) ea_2 wie bei obiger Form, ea_1 mit acht schaufelförmigen Stacheln, der I. 34 μ der VII. 15 μ lang und einem flach-dreiseitigen Endzahn mit bloß 1 μ Basalbreite und 12 μ Gesamtlänge; der dorsale Medianfortsatz und die beiden Endäste 68 μ, der ventrale Medianfortsatz 84 μ lang. Die Stiele waren bloß in ihrer distalen Hälfte chitinisiert und gingen, proximal zerfasert in Muskeln über;

B) ea_2 und ea_1 mit neun Stacheln, von welchen aber der letzte

von ea_1 eine dreiseitige Platte mit kurzer gekrümmter Spitze darstellte;

C) ea_2 mit neun, ea_1 mit acht Stacheln, aber beiderseits der letzte von derselben Form wie in Fig. 31 ea_1;

D) Zwei Individuen, für welche in meinen Notizen bloß vermerkt ist: »der letzte Stachel war nicht anders gestaltet als die andern«;

E) Bei dem in Fig. 26 abgebildeten Exemplare war der dorsale Medianfortsatz kein gerader Dolch, sondern sehr verschmälert und als ein dorsal konvexer Bogen gekrümmt, dessen Spitze sich als eine scharfe Kralle bauchseits wandte.

Der männliche Genitalkanal (*mgc*) ist hier von bedeutender Länge.

In Fig. 26 erweisen sich die Dotterstöcke (*vi*) sowohl nach ihrer Länge als auch Dicke als unreife Organe. Im reifen Zustande erstrecken sie sich nahezu ebensoweit nach vorn wie die Hoden und tragen in ganzer Länge fingerförmige Läppchen (Fig. 28), die bloß dem gemeinsamen Dottergang (Fig. 26 *dg*) fehlen. Auf der dem männlichen Copulationsorgan gegenüberliegenden Seite mündet in das von dichten Drüsenmassen (*ad*) umgebene Atrium der Germiduct, der unmittelbar nach seinem Abgang vom Keimstock (*ge*) eine schwache Anschwellung bildet, die als Receptaculum seminis (*rs*) dient.

Von vorn her mündet in der Mittellinie des Körpers die Bursa copulatrix (*bc*) in das Atrium. Sie stellt einen muskulösen Sack von sehr wechselnder Gestalt und Größe dar: in leerem Zustande klein, faltig und nicht vom Bursastiel abgesetzt, erscheint sie gefüllt sackartig ausgeweitet (Fig. 26 *bc* und Fig. 29) und mit ihrer verdünnten, gespannten Haut wohl abgegrenzt von dem dickwandigen Bursastiele (*bst*). Dieser ist von einer feinen glänzenden Membran ausgekleidet und weist oft wellenförmig fortschreitende krampfhafte Kontraktionen seiner starken Muscularis auf. Sein Inhalt besteht bald aus Kornsecret und Massen fadenförmiger Spermien, bald aus Spermatophoren gleich jenen, welche ich bei *D. dodgei* (S. 37) beschrieben habe.

Dem Bursastiele gegenüber mündet an der hinteren Wand des Atrium der Uterus (Fig. 26 *u*), der im leeren Zustande dadurch an die Bursa seminalis von *Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg. erinnert, daß er einen genau ebenso gestalteten Sphinkter (*sph*) besitzt wie diese. Aber alle Zweifel werden dadurch verscheucht, daß man in dieser Tasche zu zeiten ein ovales, mit gelber Schale versehenes Ei (Fig. 30) findet. Die beiden Eidurchmesser schwanken von 104 : 144 μ bis 112 : 160 μ.

D. rossi ist nach *D. dodgei* die häufigste Rhabdocoele bei Rochester, und ich fand sie auch in dem Brackwasserteiche hinter der Episcopal Church in Falmouth, Mass.

Dalyellia viridis (G. Shaw).

Diese in ganz Europa verbreitete Art fand ich in Rochester im moorigen Wasser des South Goodman Street peatbog, auf und zwischen den abgefallenen Blättern des Grundes zu Hunderten.

Dalyellia mohicana n. sp.

Taf. III, Fig. 37 und 38.

Frei schwimmend von außerordentlich schlanker Gestalt (Fig. 37) gleicht sie sonst in jeder Richtung der *D. rossi*, auch in dem Punkte, daß das vordere Ende der beiden Stiele des Chitinpenis nicht scharf begrenzt ist, sondern sich auffasert. Im übrigen weicht aber der Bau des Stachelapparates von jenem der *D. rossi* ab. So zunächst in der Form der Endäste, die hier nicht so platt und breit sind wie dort und Höckerchen tragen, an welchen die Zähne eingelenkt sind, ferner auch in der Zahl der Zähne. Es besitzt nämlich der eine Endast (Fig. 38 ea_2) elf Schaufelzähne, der andre (ea_1) deren sieben und als letzten einen großen dreiseitigen Zahn. Der vom ventralen Querbalken (*qv*) entspringende Medianfortsatz (*mv*) ist auch hier als Rinne ausgebildet, dagegen wird die Stelle des bei *D. rossi* dolchförmigen dorsalen Medianfortsatzes durch eine Querreihe von geraden scharf zugespitzten Stacheln (*qs*) vertreten. Dieser Charakter ist so auffallend, daß ich auf ihn eine neue Art begründete. Hervorzuheben wäre auch die eigentümliche wellige Krümmung der meisten Schaufelzähne.

In zwei Exemplaren gefunden im Brackwasserteiche hinter der Episcopal Church von Falmouth, Mass.

Dalyellia sillimani[1] n. sp.

Taf. XIII, Fig. 10—17.

Bis 1 mm lang, mit abgestutztem Vorderende und allmählich in ein Schwänzchen zugehendem Hinterende (Fig. 10), das mit Haftpapillen besetzt ist. Kriecht sehr langsam. Die Haut ist farblos und enthält überaus kleine, an beiden Enden stumpfe Rhabditen zu eins bis zwei zerstreut. Die Farbe wird, von dem ockergelben Darm abgesehen,

[1] Benannt zu Ehren des gewissenhaften Beobachters und Verfassers der sub. Nr. 49 unsres Literaturverzeichnisses angeführten Abhandlung.

durch ein zimmtbraunes Mesenchympigment bedingt, das in feinen Zügen und rundlichen, oft großen Haufen (Fig. 11) auftritt, die in solcher Menge vorhanden sein können, daß das Tier auf weißem Grunde sich schwarzbraun abhebt. Bei wenig gefärbten Exemplaren liegen Zellen mit gelblicher Flüssigkeit und darin suspendierten braunen Körnchen vor. Die nierenförmigen schwarzen Augen sind erheblich weiter voneinander als von den Seitenrändern des Körpers entfernt. Der Mund (*m*) liegt subterminal, die Geschlechtsöffnung (*gö*) im Beginn des letzten Körperdrittels. Die beiden Dotterstöcke sind sehr plump, mit dicken kurzen Läppchen (Fig. 12), von denen an den Seitenrändern je sieben bis zehn auf die ganze Länge eines Dotterstocks entfallen. Die langgestreckten Hoden münden getrennt (Fig. 14 *vd*) von vorn und den Seiten her in die Samenblase (*vs*), während die Körnerdrüsen (*kdr*) von den Seiten her distal von der Samenblase einmünden, um das Secretreservoir mit spindelförmigen Kornsecretmassen (*ks*) auszukleiden. An die Außenwand des Penis-Bulbus treten kräftige Muskelbündel (*mp*) heran und distal verlängert sich der Bulbus in ein langes, dem ventralen Medianfortsatz (*mv*) des Chitinpenis aufliegendes und bis nahe zu dessen Spitze verlängertes Rohr (*pö*).

Die Chitinteile zeichnen sich zunächst durch die Kürze der beiden Stiele aus, welche nicht einmal halb so lang (32 μ) sind als die Endäste, die eine Länge von 76 μ erreichen. Der dorsale Medianfortsatz erscheint von der Fläche betrachtet (Fig. 14 *md*) als Dolchklinge, erweist sich aber, da seine Seiten aufgekrümmt erscheinen, in der Profilansicht (Fig. 17) als eine Rinne, die in ihren zugehörigen Querbalkenstücken nach aufwärts gebogen werden kann. Die Bestachelung der beiden Endäste zeigt ungleiches Verhalten. Sie besteht in dem in Fig. 14 abgebildeten Falle einerseits (ea_2) aus einer Reihe von Platten, die durch feine Nähte voneinander abgegrenzt, sieben proximale kleinere Lamellen und eine größere Endplatte (*sp*) darstellen, welch letztere eine feine Querstreifung aufweist — alle Platten zusammen eine Art Ruder bildend. Der andere Endast (ea_1) trägt acht von der Basis zur Spitze an Länge zunehmende Stacheln und eine dreiseitige pflugscharförmige Endplatte (*s,*). In einem andern Falle war ea_2 so gestaltet wie Fig. 15 (vier distal an Länge zunehmende feine Stacheln und eine große dreiseitige Endplatte) und in einem dritten Falle hatte ea_1 die in Fig. 16 abgebildete Bestachelung mit sechs schlanken, ebenfalls distal an Länge zunehmenden Stacheln und einem großen rinnenförmigen Endstachel (*s,*).

Der Keimstock (Fig. 10 *ge*) liegt dem männlichen Copulations-

organ gegenüber, zwischen beiden gehen vom Atrium nach hinten ab die großen Bursa seminalis (*bs* — bei starker Kompression abgebildet in Fig. 13) und der Uterus mit einem regelmäßig ovalen, bräunlich gelben Ei (*E*) mit größten Durchmessern von 120 : 160 μ.

Diese Art fand sich in fünf Exemplaren bei Rochester in dem Bache und den schilfbewachsenen Tümpeln bei den East wide waters (nahe der Eriksen Street).

Dalyellia rheesi[1] n. sp.

Taf. III, Fig. 18—25, Textfig. 2.

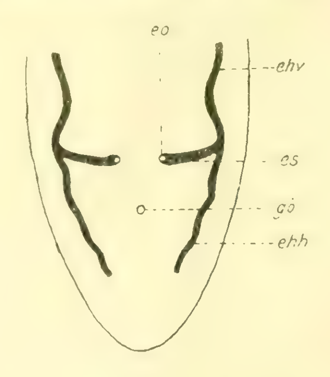
Die Länge beträgt 1 mm, im freien Schwimmen (Fig. 18) ist der Körper vorn breit abgerundet und verengt sich von der Mitte an ganz allmählich zum Schwänzchen. Im Kriechen erscheint das Vorderende quer abgestutzt (Fig. 19). Die Haut ist farblos und enthält dicht gesäte zierliche, an beiden Enden abgestutzte und nicht ganz die Hautdicke an Länge erreichende Rhabditen in Häufchen von 1—4 Stück. Die Färbung wird durch ein sepiabraunes bis zimmtrotes körniges und ein gelöstes hellgelbes Mesenchympigment zusammengesetzt. Am lebenden Tier erscheint die Gehirnregion hellweiß und die Bauchfläche stets weniger dunkel gefärbt als der Rücken. Das Schwanzende ist mit Klebzellen besetzt. Die nierenförmigen, schwarzen Augen sind von den Seitenrändern des Körpers erheblich weiter entfernt als voneinander. Der Mund (Fig. 19 *m*) ist dicht hinter dem Vorderende angebracht, der hinter dem Gehirn liegende Pharynx (*ph*) hat einen Saum (Fig. 20) mit stark ausgebildeten Randpapillen (Fig. 21), deren jede ein Büschel von Geißelhaaren trägt. Wenn der Pharynx aber zurückgezogen wird, verstreichen die Papillen vollständig. Hinter dem Saume bis fast zur Basis (*ph*) inserieren sich die Fixatoren (Fig. 20 *phm*) und Retraktoren des Pharynx. Der Kranz von Speicheldrüsen (vgl. Fig. 19) fehlt auch hier nicht.

D. rheesi bietet, wie manche andre Gattungsgenossen, die Eigentümlichkeit, daß schon bei schwacher Quetschung der ganze Pharynx zum Mund vorgestoßen wird und bei stärkerem Druck im Zusammenhange mit ihm auch der rundlich-ovale, weniger als ein Drittel der Körperlänge einnehmende Darm (Fig. 19 *da*) ausgestoßen wird, wobei man sich leicht überzeugen kann, daß keine Darmmuskularis vorhanden ist.

[1] Benannt zu Ehren des ausgezeichneten Präsidenten der Universität Rochester, Herrn Rush Rhees.

Die beiden langgestreckten Dotterstöcke (*vi*) sind mit kugeligen Läppchen ringsum besetzt, und vereinigen sich ein Stück hinter dem Darm zu einem gemeinsamen Dottergang (*dg*). Der keulenförmige Keimstock (*ge*) schien im Germiduct bisweilen ein Spermahäufchen einzuschließen, so daß dieser als Receptaculum seminis dient; der Uterus mit einem rundlich-ovalen gelbbräunlichen Ei (*E*) findet sich in der Mitte vor, und die kleine Bursa copulatrix (*bc*) rechts vor der am Anfange des letzten Sechstels des Körpers gelegenen Geschlechtsöffnung (*gö*), so daß alle Teile des weiblichen Geschlechtsapparates von vorn zum Atrium genitale herantreten. Dies gilt aber auch vom männlichen Copulationsorgan (*ch*), das auf der dem Keimstock gegenüberliegenden Seite zu liegen kommt. Die beiden Hoden scheinen, wenn die mir zu Gesicht gekommenen gelappten, über dem Vorderende der Dotterstöcke liegenden Organe (Fig. 19 *te*) nicht am Ende bloß Teile derselben darstellen, von geringem Umfange zu sein. Ihre Vasa deferentia münden jedenfalls durch einen Ductus seminalis in das blinde Ende der rundlichen Samenblase (*vs*). Von dieser ist nur durch eine leichte Einschnürung das Secretreservoir getrennt, durch dessen Körnerballen mittendurch der Ductus ejaculatorius verläuft.

Der Chitinpenis dieser und der folgenden Art unterscheidet sich sehr auffallend von jenem der vorher beschriebenen Arten mit zwei Stielen und zwei Endästen dadurch, daß bei ihnen nur ein ventraler Medianfortsatz vorhanden ist, wie für *D. rheesi* aus Fig. 22 hervorgeht, wo das dem letzteren aufliegende Penisrohr (*pr*) von oben her ganz freiliegt. Fig. 23 zeigt den ventralen Medianfortsatz stärker vergrößert, wobei deutlich die durch Aufkrümmung der Seitenränder zustande kommende Rinnenform ersichtlich wird. Doch kommt diesem ventralen Medianfortsatz die sonst nur bei den dorsalen zu beobachtende Fähigkeit zu, sich nach oben aufzuklappen (Fig. 24). Eine auffallende Erscheinung ist die große Schwankung in der Länge der Stiele: Fig. 24 stellt einen Fall dar, bei welchem die Stiele (*st*) etwa halb so lang sind wie die Endäste, wogegen bei dem in Fig. 22 gezeichneten die Stiele nur beiläufig ein Sechstel der Endäste messen. Nicht minder auffallend



Textfig. 2.

Schema der Hauptstämme des Excretionsapparates von *Dalyella rheesi* n. sp. *ehh*, linker hinterer Hauptstamm; *ehv*, vorderer Hauptstamm; *eö*, linke Öffnung; *es*, Endstamm; *gö*, Geschlechtsöffnung.

ist die Gliederung der an jedem Endast sitzenden sieben bis zwölf Stacheln, deren jeder (Fig. 25) aus einem ovalen Basalstück (*a*), einem Schaufelstachel (*c*) und einer etwa die Hälfte der Länge des letzteren besitzenden drehrunden Copula (*b*) zusammengesetzt ist. Ferner stellen hier die Endäste (*ea*) einfache schmale Leisten dar, die zwischen den Basalstücken der aufeinanderfolgenden Stacheln eingeknickt sind. Beim Vorstoß durch den männlichen Genitalkanal (Fig. 22 *mgc*) werden die Endäste nach außen zurückgeschlagen, ähnlich wie dies in Fig. 32 für jene der *D. fairchildi* abgebildet ist.

Bei dieser Art konnte ich die beiden vor der Geschlechtsöffnung auf der Bauchfläche mündenden Excretionsöffnungen beobachten. Von ihnen ziehen quer nach außen und etwas schief nach vorn zwei kurze Endstämme (Textfig. 2 *es*), um sich in einen vorderen (*ehv*) und einen nur wenig schwächeren nach hinten abgehenden (*ehh*) Hauptstamm zu gabeln. Ich habe (*22*, pag. 2145) die Ansicht ausgesprochen, daß die Formen des Excretionsapparates »mit einem Paare von Öffnungen, paarigen Hauptstämmen, aber ohne Endstämme« (*22*, pag. 2142) sich in jene

»mit einem Paare von Öffnungen und paarigen Hauptstämmen mit quer abgehenden Endstämmen« (*22*, pag. 2147)

in der Weise umwandelten, daß die Endstücke der Hauptstämme der ersteren Gruppe sich aus der longitudinalen Verlaufrichtung quer nach innen abbogen, und so zu »Endstämmen« (*22*, pag. 2138) wurden. Die Verhältnisse bei *D. rheesi* stellen die theoretisch postulierte Übergangsform dar.

Im Vorderende des Körpers geht der vordere Hauptstamm unter reichlichen Schlängelungen nach innen an die Pharyngealtasche, wendet sich dann um gegen das Auge und läßt sich als rücklaufender Ast des vorderen Hauptstammes seitlich von diesem bis über die Mitte der Körperlänge nach hinten verfolgen.

Diese Art fand sich sehr häufig in den Tümpeln längs des Eriekanals. In meinen Glasbehältern sah man sie lebhaft an der Wasseroberfläche schwimmen, bei starker Belichtung aber sich an der dem Lichteinfall abgewandten Seite ansammeln.

Dalyellia articulata n. sp.

Taf. XIII. Fig. 34—36.

Ähnelt sehr der *D. rheesi* in Färbung und Bau (auch des Exkretionsapparates), bietet jedoch einige anatomische Unterschiede, welche eine Abtrennung von jener erfordern. Die Gesamtkonfiguration des

Geschlechtsapparates bietet zunächst die abweichende Lage der Bursa copulatrix (Fig. 34, *bc*) dar, sowie ein abweichendes Verhalten der Dotterstöcke die hier getrennt (Fig. 34 *vi*) von den Seiten her in das Atrium münden, statt mittels eines gemeinsamen Dotterganges. Auch finden sich Unterschiede in der Gestaltung des männlichen Copulationsorgans. So vereinigen sich die Vasa deferentia hier nicht zu einem Ductus seminalis, sondern münden getrennt von der Seite her in das distale Ende der Samenblase (*vs*), in welcher daher bisweilen die Spermamassen in zwei seitliche Hälften geteilt erscheinen. Noch auffallender sind die Differenzen im Chitinpenis. An jedem Endaste sitzen fünf bis sechs gegliederte Stacheln, aber diese bestehen hier bloß aus zwei Stücken: dem Basalstück und dem Schaufelstachel, während die Copula gänzlich fehlt. Auch ist hier die Reduktion der Stiele noch weiter gediehen als bei *D. rheesi*. In Fig. 36 ist ein Fall dargestellt, in welchem die Stiele (*st*) kurze Stäbchen darstellen und in Fig. 35 sind sie zu knopfartigen Gebilden reduziert.

Fand sich an denselben Lokalitäten wie *D. rheesi*.

Dalyellia fairchildi[1] n. sp.

Taf. III, Fig. 32—33.

Gleicht in Größe und Färbung der *D. rheesi*, doch ist ihre Gestalt schlanker, das Schwänzchen länger. Dem entsprechend liegt der Uterus mit seinem rundlich-ovalen, 108 : 140 μ messenden Ei hinter der Geschlechtsöffnung. Die beiden Dotterstöcke münden wie dort mit einem gemeinsamen Dottergang, sind aber nicht gelappt, sondern bloß eingeschnitten. Der Oesophagus und der mit Körnerkolben umrahmte Darmmund verhalten sich wie bei *D. rossi* (Fig. 27). Die Vasa deferentia münden durch einen Ductus seminalis (Fig. 32 *ds*) in die ovale Samenblase (*vs*), welche durch eine tiefe Einschnürung von dem gestreckten Secretreservoir (*vg*) geschieden ist. Dieses mündet mit einer Papille (*pp*) in die häutige Penisscheide (*pö*).

Sehr kompliziert gestalten sich die Chitinteile des männlichen Copulationsorgans. Die beiden Stiele (Fig. 32 u. 33 *st*) schwanken sehr in ihrer Länge, da diese 17—44 μ betragen kann. Deren distale Enden tragen je zwei Endäste, die beide etwa 28 μ lang sind, aber sich dadurch auffallend voneinander unterscheiden, daß der innere (*eai*) gar keine Stacheln besitzt, während der äußere (*eae*) deren sieben Paare trägt. Die Länge der Stacheln (*s*) nimmt von der Basis zur Spitze

[1] Benannt nach Herrn Prof. H. L. Fairchild in Rochester, dem ich mich für sehr viele kollegiale Freundlichkeit verpflichtet fühle.

des Endastes ab: in ihrer Zahl habe ich keine Varianten gefunden, wohl aber wechselt ihre Länge etwas bei verschiedenen Individuen und selbst auf der rechten und linken Seite desselben Tieres, wie man namentlich bei erigierten und zurückgeschlagenen Chitinapparaten (vgl. Fig. 32) deutlich wahrnehmen kann.

Ich fand von dieser Art im ganzen fünf Exemplare im moorigen Wasser des South Goodmann Street peatbog von Rochester.

Übersicht der nordamerikanischen sicheren Arten der Gattung *Dalyellia*:

1. Die Chitinteile des männlichen Copulationsorgans sind bloß durch die Chitinauskleidung des Ductus ejaculatorius vertreten . . . . *D. inermis* n. sp.
Mit wirklichen chitinösen Penisbildungen andrer Art versehen — 2.

2. Chitinpenis aus einem einzigen rinnenartigen Chitinstachel bestehend . . . . *D. rochesteriana* n.sp.
Chitinpenis aus mehreren Stücken bestehend — 3.

3. Chitinpenis besteht aus einer Anzahl in einer Transversalebene angereihter Stacheln — 4.
Chitinteile des Penis bestehen aus zwei längsgestellten Stielen, an welchen je ein oder zwei longitudinale Endäste eingelenkt sind — 6.

4. Stacheln von ungleicher Größe und Gestalt, an einem Basalstück in einer Querreihe befestigt . . . . . . *D. dodgei* n. sp.
Stacheln sämtlich von gleicher Gestalt, frei im Kreise stehend, ohne Basalstück — 5.

5. Mit einem Kranz von etwa 16 von der Basis zur Spitze verjüngter Stacheln . . . . *D. eastmani* n. sp.
Mit einem Kranz von acht, etwa in der Mitte ihrer Länge verdickter und nach beiden Enden fein zugespitzter Stacheln . . . . *D. blodgetti* (Sillim.).

6. Jeder Chitinstiel trägt zwei Endäste: einen bestachelten und einen unbestachelten . . . . *D. fairchildi* n. sp.
Jeder Chitinstiel trägt einen einzigen bestachelten Endast — 7.

7. Die an den Endästen eingelenkten Stacheln sind ungegliedert, aus einem Stück bestehend — 8.
Die Stacheln sind gegliedert — 9.

8. Der dorsale Querbalken trägt eine Reihe von feinen Stacheln *D. mohicana* n. sp.
   Der dorsale Querbalken setzt sich in einen einzigen medianen Chitinstachel fort — 10.

9. Jeder Endstachel besteht aus zwei Gliedern . . . *D. rheesi* n. sp.
   Jeder Endstachel besteht aus drei Gliedern . *D. articulata* n. sp.

10. Der Medianstachel ist rudimentär, viel kürzer als die Endäste *D. viridis* (G. Shaw).
    Der Medianstachel ist so lang als die Endäste — 11.

11. Der eine Endast ist als pflugscharförmige ungegliederte und unbestachelte Platte gestaltet . . . . *D. armigera* (O. Sch.).
    Beide Endäste tragen eine Reihe von Platten oder Stacheln — 12.

12. Endstacheln nur an einem Endaste ungleich gestaltet *D. rossi* n. sp.
    Endstacheln an beiden Endästen ungleich gestaltet *D. sillimani* n. sp.

Jensenia pinguis (Sillim.).

Taf. III, Fig. 39—41.

Von dieser interessanten Art habe ich zu Rochester im Bache bei den East wide waters und im South Goodman Street peatbog im ganzen fünf Exemplare gefunden. Sie hatten eine Länge von wenig über 1 mm und das ihre Farbe bedingende braune, grobkörnige Mesenchympigment war bald in dicken Ballen, bald in mehr lockeren Zügen verteilt. Auffallend erscheint die kräftige Ausbildung des Hautmuskelschlauches, und namentlich der Ringfaserschicht desselben. Der Pharynx hat einen deutlichen Saum.

Ein glücklicher Zufall bot mir die in Fig. 39 dargestellte Profilansicht des Geschlechtsapparates, in welche bloß die nach SILLIMAN (*49*, pag. 65) gesondert in den erweiterten Teil des weiblichen Genitalkanals mündenden langgestreckten Dotterstöcke nicht eingezeichnet sind. Die Geschlechtsöffnung öffnet sich in diesen umfangreichen Teil des weiblichen Genitalkanals nicht direkt, sondern gabelt sich nach einem kurzen gemeinsamen Abschnitt in das nach vorn abgehende, zum männlichen Copulationsapparat führende Rohr und ein dorsalwärts ziehendes weibliches (*wge*). Dieses erweitert sich dann zu einem muskulösen Sack, der von vorn her die Dotterstöcke, von hinten den muskulösen Germiduct (*gd*) aufnimmt. Er ist von SILLIMAN (*49*, tab. IV, fig. 12) mit *v* bezeichnet und stellt jedenfalls die Stätte dar,

in welcher Keimzelle, Dotter und Spermien zusammentreffen. Aber als Uterus (wie SILLIMAN [pag. 67] meint) dient er gewiß nicht. Denn es zweigt sich von ihm dorsalwärts noch ein Divertikel (*udi*) ab und erst in das blinde Ende dieses letzteren mündet mit einer vorspringenden Papille von vorn her der Uterusstiel (*ust*), der in seinem proximalen Teile erst noch einen mächtigen Komplex von Schalendrüsen (*sdr*) aufnimmt, ehe er sich zum birnförmigen Uterus erweitert. In diesem liegt immer nur ein einziges kurzgestieltes, mit gelber Schale versehenes Ei (*E*). Von dem erweiterten zentralen Raum des weiblichen Genitalkanals erstreckt sich nach vorn ein mächtiger muskulöser Sack (*bs*), welchen SILLIMAN, der im Germiduct zuweilen Spermien vorfand, als Bursa copulatrix bezeichnet.

Der männliche Genitalkanal spaltet sich unmittelbar nach seiner Abzweigung vom Atrium commune in zwei nebeneinander liegende Kanäle, von denen sich der eine zu der, das chitinöse Copulationsorgan (*ch*) einschließenden Tasche ausweitet, während der andre den Stiel (*vst*) der Samenblase (*vs*) darstellt. In der letzteren liegt, wie schon SILLIMAN (fig. 12) darstellte, das den größten Teil des Raumes einnehmende Sperma neben der viel weniger umfangreichen Masse des Kornsecretes. Die Spaltung des männlichen Genitalkanals in zwei Kanäle hat zur Aufstellung einer besonderen Gattung Anlaß gegeben, die *Jensenia* heißen muß, wenn man die von mir 1882 (*14*, pag. 364) beschriebene marine Art *J. angulata* einbezieht, dagegen *Castrella* nach FUHRMANN (*8*a, pag. 726, 728), wenn diese Art von den unter dem FUHRMANNschen Namen zusammengefaßten Süßwasser bewohnenden Arten generisch geschieden wird, wie HOFSTEN (*27*, pag. 512 und *28*, pag. 663) vorschlägt. Diese Streitfrage zu besprechen, scheint hier nicht der Ort. Aber es soll darauf hingewiesen werden, daß auch dann, wenn sie im Sinne von HOFSTEN entschieden wird, die hier angeführten Tatsachen uns nötigen, die von dem letztgenannten Forscher (*27*, pag. 519) formulierte Diagnose des Genus *Castrella* in zwei Punkten zu ändern: 1) muß der Passus »ein Uterus fehlt; das mit einem Stiel versehene Ei wird in dem Atrium genitale aufbewahrt« entfallen und 2) die Worte »mit einfachem Stiel« aus der Charakteristik des chitinösen Copulationsorgans.

Dieses wurde von SILLIMAN offenbar mit zu schwachen Linsen untersucht. Nach seiner Darstellung (pag. 66) gleicht das Copulationsorgan »einem Besen, besonders dann, wenn seine Stacheln nur halb entfaltet sind. Der Stiel ist cylindrisch und am unteren Ende gabelt er sich. An den zwei Ästen bemerkt man sieben bis acht Paar Stacheln«.

In Wirklichkeit ist der Stiel nicht so schmal und solid wie ihn SILLIMAN darstellt. Er besteht vielmehr aus zwei Stielen (Fig. 40 st_1 und st_2), die durch Quercommissuren (*qb*) verbunden sind. Die Zahl dieser schwankt von acht bis zehn und ebenso ihre Stärke. Im allgemeinen nimmt ihre Dicke gegen das proximale Ende ab und in dem abgebildeten Falle sind, von vorn nach hinten gezählt die ersten drei in der Mitte überaus fein und nur die siebente bis zehnte ziemlich gleichmäßig dick. Das distale Ende der beiden Stiele entbehrt der Commissuren und biegt sich im Bogen nach außen um in einen fein zugespitzten, den Endästen der *Dalyellia*-Arten homologen Fortsatz (*ea*) auszugehen. Da, wo der letztere von den Stielen entspringt, sind diese beiden durch einen Querbalken (*qd*) verbunden. Dieser entspricht offenbar dem dorsalen Querbalken von *Dalyellia mohicana* (Fig. 38), während die letzte Stielcommissur (*qv*) dem ventralen Querbalken der genannten Art homolog ist. Dies geht aus der allgemeinen Konfiguration wie aus dem Umstande hervor, daß auch bei dieser *Dalyellia*-Art der dorsale Querbalken mit einer Querreihe von Stacheln besetzt ist wie bei *Jensenia pinguis*. Bei letzterer erstrecken sich diese Stacheln allerdings auch noch auf die rudimentären Endäste. Die Zahl der Stacheln betrug bei meinen Exemplaren 12, ihre Länge 40—50 μ, die hakige Krümmung der Spitze wechselte in der Form. Die Stacheln schienen hohl und eine schwach bräunliche feinkörnige Masse (Plasma?) zu enthalten.

Der Vergleich des Chitinapparates von *Jensenia pinguis* mit jenem der Dalyellien mit zwei Stielen und zwei Endästen führt zu der Annahme, daß er aus dem letzteren hervorgegangen sei. Diese Annahme wird gestützt durch die Gestalt, welche der *Jensenia*-Chitinapparat bei einem meiner Exemplare hatte. Hier (Fig. 41) waren nur die äußeren Teile der Stiel-Quercommissuren chitinisiert und zum Überfluß war auch der dorsale Querbalken in der Mitte unterbrochen — der Chitinapparat hatte demnach nicht bloß zwei getrennte Stiele, sondern war in seiner ganzen Länge in zwei Hälften geteilt.

Bei der vorliegenden Art ist nicht bloß der Hautmuskelschlauch ausnehmend kräftig entwickelt, sondern auch die Muscularis des Atrium genitale und aller seiner Nebenräume, sowie die Mesenchymmuskulatur. Dies hatte schon SILLIMAN hervorgehoben und ich erwähne zu den von ihm beschriebenen Muskelgruppen nur noch die vier kräftigen Muskeln (Fig. 39 *chm*), welche als kompaktes Bündel in die Tasche des Chitinapparates eindringen und sich mit hellen (chitinisierten?) Sehnen an den dorsalen Querbalken des letzteren anheften.

Phaenocora agassizi[1] n. sp.

Taf. IV, Fig. 1—6.

Im freien Kriechen (Fig. 1) erscheinen jüngere bis 1 mm lange Individuen mit Ausnahme des allmählich verjüngten Vorderendes und der rasch abgesetzten Schwanzpapille fast gleichbreit. Ältere 1,5—2 mm lange Tiere (Fig. 2) sind im Vorderkörper etwas verbreitert, was bei schwacher Quetschung noch mehr hervortritt. Der Körper ist milchweiß, der Darm (*da*) grünlich gelb. Die Hautschicht ist am Körper 8 μ hoch, farblos, wird aber am konisch verjüngten Vorderende bis 12 μ hoch. Da allen Arten dieser Gattung dermale Rhabditen zu fehlen scheinen, so ist bemerkenswert, daß hier in der Haut glänzende runde oder rundlich-ovale Rhabditen von 1—2 μ Durchmesser (Fig. 6 *b*) vorkommen. Dagegen ist das Vorderende erfüllt, von in Paketen oder einzeln vorkommenden nadelförmigen Rhabditen (Fig. 6*a*), die aus, zu seiten des Pharynx angehäuften Drüsentrauben stammen. Der sehr bewegliche Pharynx (*ph*) hat die bei den typischen Arten der Gattung übliche Lage (im Ende des ersten Viertels der Körperlänge) und Form — eine Tonne mit dem, einen Längsschlitz bildenden und von einem Saum umgebenen Mund. Der Darm enthält Diatomeen und Crustaceen und erstreckt sich, am Rande zu mehr oder weniger tiefen Lappen eingeschnitten (Fig. 2) bis nahe an das Hinterende.

Die Augen erscheinen im auffallenden Lichte rötlichgelb, längsoval oder rundlich (Fig. 2), bisweilen auch unregelmäßig begrenzt (Fig. 3 *au*) oder in je mehrere Pigmenthäufchen zerfallen. Zwischen ihnen und dem Pharynx, bisweilen auch über das Vorderende des letzteren zieht eine quere Zone von sogenannten Kristalloiden (vgl. *18*, pag. 56), die in vereinzelten Häufchen oder verästelten Zügen auch über den in Fig. 3, *kr*, bezeichneten Bezirk hinaus vor und neben den Augen, sowie über dem ganzen Pharynx und selbst über den Copulationsorganen verteilt, vorkommen können. Sie erscheinen in durchfallendem Licht hellbraun oder graubraun.

Die Geschlechtsöffnung (Fig. 3 *gö*) liegt nahe dem Hinterende des zweiten Viertels der Körperlänge und die Copulationsorgane sind vor ihr angebracht, fast den ganzen Raum zwischen Geschlechtsöffnung und Pharynx einnehmend. Das Atrium teilt sich nach vorn in zwei

[1] Benannt zu Ehren des berühmten Sohnes eines berühmten Vaters, des Präsidenten des VII. Internationalen Zoologenkongresses zu Boston 1907, Alexander Agassiz, dessen persönliche Bekanntschaft zu machen, mir eine ebenso große Freude bereitete, wie sein früher Tod eine tiefe Trauer!

mit sehr dicken muskulösen Wandungen versehenen Organe, das birnförmige männliche Copulationsorgan und die Bursa copulatrix (*bc*). Beide sind, wie es scheint, von einem gemeinsamen Muskelmantel umhüllt. Die Bursa copulatrix, an deren blindes Ende ein kräftiger Muskel (*mm*) herangeht, wechselt nach ihren Kontraktionszuständen die Gestalt, indem die Ringmuskeln ihrer Wandung vorübergehende Einschnürungen hervorrufen. In ihr distales, noch dem Atrium zuzurechnendes Ende, mündet an der dem männlichen Copulationsorgan gegenüberliegenden Seite der Keimstock (*ge*), dessen Ausführungsgang eine kugelige Anschwellung, das Receptaculum seminis (*rs*) aufweist.

Das männliche Copulationsorgan ist eine birnförmige muskulöse Blase, in welcher ein S-förmig gewundener Schlauch geborgen ist. Das blinde Ende desselben ist angeschwollen und birgt die Samenblase (*vs*), die durch einen Ductus seminalis die Vasa deferentia aufnimmt, während in dessen Umkreise massenhafte Körnerdrüsen ihr Secret in den, die Samenblase und den erweiterten Anhang des Ductus ejaculatorius (*de*) umgebenden Raum ergießen. Der distale, röhrenförmige Teil des Ductus ejaculatorius (Fig. 4 *de*) ist von dichtgesäten kleinen, der hintere, etwas erweiterte Abschnitt (Fig. 3 *de*), von einzelnen Gruppen größerer Stacheln (vgl. Fig. 4) besetzt. Diese (Fig. 5) erreichen eine Länge von 18 μ bei einer Breite der durch eine Einschnürung abgesetzten Basis von 4 μ. Sie sind teils gerade, teils etwas gekrümmt. Wie bei allen typischen *Phaenocora*-Arten dient auch hier der Ductus ejaculatorius als Copulationsorgan, indem seine Wand zur Mündung (Fig. 4 *de,*) vorgestülpt wird, wodurch an dem so gebildeten »Penis« der Stachelbesatz des Ductus ejaculatorius nach außen zu liegen kommt.

Die beiden verhältnismäßig kleinen, länglichen Hoden (Fig. 2 *te*) finden sich zu seiten des Darmes in der Mitte der Körperlänge. Über den Bau der Dotterstöcke kann ich nichts bestimmtes aussagen — sie sind bei den übrigen Arten dieser Gattung entweder verästelt oder netzförmig — doch glaube ich in einem Divertikel des Atrium (Fig. 3 *dg*) das Ende des gemeinsamen Dotterganges erkannt zu haben.

Gefunden in wenigen Exemplaren im Bodensatz eines Tümpels bei den East wide waters (am Ende der Ericsson Street) von Rochester.

Familie Astrotorhynchidae.

(GRAFF 22, pag. 2531).

Astrotorhynchus bifidus (M'Int.).

Diese bisher nur aus nördlichen Meeren (Kanal La Manche bis Disko Bay und Weißes Meer) bekannte Art ist von VERRILL (52) auch

an der nordamerikanischen Küste zwischen Cap Cod und Gulf of St. Lawrence gefunden worden.

Familie Proxenetidae.

(Graff 22, pag. 2531).

Von den drei Gattungen dieser Familie war bisher in Nordamerika nur *Promesostoma* vertreten (s. u.). Ich fand dazu auch noch einen Vertreter des Genus *Proxenetes*.

Proxenetes modestus n. sp.

Taf. IV, Fig. 12—16.

Im Eelpond von Woods Hole fischte ich fünf Exemplare dieser, trotz vieler Übereinstimmungen mit den schon bekannten Arten, wieder durch eine neue Gestaltung der Chitinteile des männlichen Copulationsorgans charakterisierten Art.

Ihre Länge beträgt bis 0,7 mm, der Körper ist sehr durchsichtig und farblos bis auf die gelblichgrauen Contenta des Darmes. Neben massenhaften etwa 4 μ langen und an beiden Enden stumpfen dermalen Rhabditen (Fig. 15 *a*) finden sich im Vorderkörper mächtige Trauben von Stäbchenzellen, aus welchen die adenalen Rhabditen in zahlreichen Stäbchenstraßen zu dem quer abgestutzten Vorderende ziehen. Diese (Fig. 15 *b*) sind spindelförmig, 12 μ lang und an beiden Enden scharf zugespitzt. Die Hautschicht ist am Körper 8 μ, an seinem Vorderende und im Hinterende doppelt so dick. Letzteres kann spatelförmig verbreitert sein und ist mit Klebzellen besetzt. Die beiden nierenförmigen Augen sind schwarzbraun gefärbt. Unmittelbar im Anfange der zweiten Körperhälfte liegt der Pharynx (*ph*). Vor ihm, die Seiten des zweiten Viertels des Körpers einnehmend, finden sich die schwach eingeschnittenen, gestreckten Hoden (*te*), aus deren Hinterende die Vasa deferentia (*vd*) entspringen, um etwas hinter den Pharynx zu falschen Samenblasen (vd_1) anzuschwellen und dann, wieder kanalartig verengt, dicht nebeneinander in das blinde Ende des Bulbus des Penis (*bp*) zu münden. Letzterer enthält in seinem erweiterten Teile Ballen von Kornsecret, in seinem distalen, verjüngten Ende (*chp*), einen Spermaballen (*sp*). Die Chitinteile des Penis ähneln jenen von *Proxenetes flabellifer* Jens., indem auch hier ein, mit dem halbkreisförmig gebogenen Anfang (Fig. 13 *a*) im Penisbulbus eingeschlossenes Secretrohr vorhanden ist nebst dolchförmigen Platten, die, durch ein Copula (*c*) mit ihrer Basis an das Secretrohr befestigt, dann das Secretrohr zwischen ihre spitzen Enden (*st*) einschließen. Während aber bei der genannten Art vier Dolchklingen

vorhanden sind, finden sich hier deren bloß zwei, auch ist die Art ihrer basalen Anheftung bei beiden Arten verschieden. Die Form derselben variiert etwas (vgl. Fig. 13 *st* und Fig. 14).

Die weiblichen Gonaden sind Germovitellarien mit je einem langgestreckten ausgekerbten Dotterstock (*vi*), welcher sich hinten in den etwas aufgetriebenen Keimstock (*ge*) fortsetzt. Zwischen diesen beiden entspringt, vom Atrium genitale gerade nach vorn ziehend, der Stiel der muskulösen Bursa seminalis, die prall mit Sperma gefüllt, hinter dem Pharynx um 360° nach hinten abknickt (*bs*) und an ihrem blinden Ende einen Chitinanhang trägt. Dieser (*ch*) besteht aus zwei welligen Röhrchen, die von einem gemeinsamen basalen Ringe zusammengehalten werden (Fig. 16). Der distale Teil des Bursastieles enthält, wie bei mehreren anderen Arten dieser Gattung (*22*, pag. 2365), auch hier in einer schwachen distalen Erweiterung eine Reihe von fünf Chitinhaken, die mit ihrer Basis in eine längsgestellte Chitinplatte (Fig. 12 $ch_{\prime}$) der Binnenwand eingelenkt sind. Die Geschlechtsöffnung (*gö*) ist umgeben von radiär gegen sie konvergierenden Atriumdrüsen (*ad*).

Promesostoma marmoratum (M. Schultze) var. *nudum* Graff.

Von A. E. Verrill (*52*) mit einem ? unter den Evertebraten der Ostküste der U. S. A. verzeichnet, ist diese Art in drei Exemplaren auf Ulven bei Woods Hole gefunden worden. Sie gehörten zur genannten, des schwarzbraunen Pigmentes vollständig entbehrenden Varietät (*22*, pag. 86).

Familie **Typhloplanidae.**

α. Tribus *Olisthanellini*.

(Graff *22*, pag. 2533).

Olisthanella coeca (Sillim.). Die *Olisthanellini* sind in Nordamerika bisher nur durch das von Silliman (*49*, pag. 57, tab. IV, fig. 7 u. 8) im Schlamme unter Steinen von Süßwassern der Monroe County, N. Y., gefundene *Mesostoma coecum* vertreten, welches Luther (*39*, pag. 148) zur Gattung *Olisthanella* stellte.

β. Tribus *Typhloplanini*.

(Graff *22*, pag. 2535).

Aus dieser Tribus waren bisher in Nordamerika die folgenden Arten bekannt:

Mesostoma gonocephalum Sillim. Von Silliman (*49*, pag. 56,

tab. IV, fig. 9) im Erie Canal gefunden und von LUTHER (*39*, pag. 157) als eine dem *Strongylostoma radiatum* (Müll.) sehr nahestehende, wenn nicht mit ihm identische Art erkannt.

Typhloplana viridata (Abildg.). Mit dieser identisch ist nach LUTHER (*39*, pag. 173) die von SILLIMAN (*49*, pag. 59, tab. III, fig. 1—5) auf Anacharis und Lemna in Blodgett's Creek, Monoe County, N. Y., gefundene und als *Mesostoma viviparum* beschriebene Art. Sie wurde später von WARD (*56*, pag. 95) und WOODWORTH (*55*, pag. 241 u. 242) als *Mes. viridatum* auf Utricularia washings, West Twin Lakes und als *Mes. viviparum* auf Algen im Old Channel, Round Lake bei Charlevoix, Mich., konstatiert.

γ. Tribus *Mesostomatini*.

(GRAFF *22*, pag. 2538).

Mesostoma ehrenbergii (Focke). Wurde von WOODWORTH zuerst nach jungen Exemplaren aus New Baltimore, Lake St. Clair, Mich., als *M. wardii* sp. nov. (*56*, pag. 95; *55*, pag. 241, fig. 2) beschrieben, später (*57*, pag. 11, fig. 6) jedoch nach ausgewachsenen Exemplaren aus dem Illinois River bei Havana richtig erkannt.

Dazu kommt als Species dubia:

Mesostoma pattersoni Sillim. (*49*, pag. 57, tab. III, fig. 6—12) von welcher, wie LUTHER (*39*, pag. 259) mit Recht bemerkt, ohne erneute Untersuchung nicht festgestellt werden kann, in welche Abteilung der Typhloplaniden sie einzureihen sei.

Meine Ausbeute an Süßwasser-Typhloplaniden war auffallend gering, vermutlich deshalb, weil ich in Rochester bloß den Frühling verbrachte und an der Seeküste meine Aufmerksamkeit fast ganz von der marinen Fauna absorbiert war. Immerhin habe ich im Sommer in den Süßwassertümpeln bei Cold Spring Harbor genug gefischt, daß mir Typhloplaniden hätten unterkommen müssen, wenn sie daselbst einigermaßen reich vertreten gewesen wären. Immerhin konnte ich zeigen, daß auch die Gattungen *Rhynchomesostoma* und *Castrada* der *Typhloplanini* in Nordamerika vertreten seien und zwei Species incerti generis beschreiben, die so auffallende Merkmale darbieten, daß sie unschwer wieder zu erkennen sein werden.

Strongylostoma gonocephalum (Sillim.).

Taf. IV, Fig. 11.

In den West wide waters von Rochester fand ich Mitte Juni zwei Exemplare der von SILLIMAN (*49*, pag. 56) beschriebenen Form. Sie

waren etwa 1,2 mm lang, fast ganz unpigmentiert und bloß durch das gelbliche Mesenchym und die Öltropfen des Darmes gefärbt. Körpergestalt und namentlich jene des Vorderkörpers, Lage von Mund und Geschlechtsöffnung stimmten mit SILLIMANS Zeichnung (*19*. tab. IV, fig. 9), die Umrisse des männlichen Copulationsorgans und der Bursa copulatrix sowie die Form der karminroten Augen mit LUTHERS Darstellung. In der farblosen Haut fanden sich kleine rundliche Rhabditen, nur jene des spitzbogenartig zugehenden Vorderendes war gespickt mit 12—16 μ langen Rhabditen. Was mich namentlich abhält, die amerikanische Form mit dem — über ganz Europa bis nach Lappland und östlich bis Tomsk (Sibirien) verbreiteten — *Strongylostoma radiatum* (Müll.) zu identifizieren, ist der Umstand, daß bei letzterer bisher noch nicht die beiden Grübchenflecken (Fig. 11 *gf*) gefunden wurden, welche den amerikanischen Exemplaren zukommen. Sie bilden ganz schwach vertiefte ovale Flecken neben und hinter den Augen (*au*), von etwas wulstig erhöhtem Rande umgeben und jeglicher Vacuolen und Rhabdoiden entbehrend.

Rhynchomesostoma rostratum (Müll.).

In den West wide waters sowie im moorigen Wasser des South Goodman Street peatbog von Rochester begrüßte ich zu meiner großen Freude als alte Bekannte diese schöne Rhabdocoele. Die größten Exemplare hatten nur wenig über 2 mm Länge, während sie in den Flachwässern von Mitteleuropa bis 5 mm erreichen. *R. rostratum* gehört, nachdem sie auch in Nordamerika entdeckt worden ist, zu den am weitesten verbreiteten Rhabdocoelen, da ihr Verbreitungsgebiet schon bisher nördlich von Grönland bis Tomsk reichte, während sie in Alpengewässern 2264 m über dem Meere, im Genfersee in Tiefen von 45 m gefunden wurde. Die Angabe SCHMARDAS (*18*, pag. 10), daß sie in Badulla auf Ceylon vorkommt, bedarf noch der Bestätigung.

Typhloplana viridata (Abildg.).

Zwischen Spirogyren der West wide waters von Rochester fand sich mehrere Male diese Art mit Subitaneiern und Embryonen. Die Spitze des Vorderendes mit den Ausmündungsstellen der Kopfdrüsen sieht man oft etwas eingezogen.

Castrada hofmanni (M. Braun).

Ich fand diese Art in großen Mengen in Tümpeln der West wide waters von Rochester, und kann auf das bestimmteste behaupten, daß

sie in allen Punkten mit der von LUTHER (*39*, pag. 196ff.) gegebenen Darstellung übereinstimmt. Wie dieser Beobachter angegeben, schwankt die Zahl der Stachelquerreihen von 7—11. Ich kann hinzufügen, daß ich die Bestachelung nie so gleichmäßig fand, wie LUTHER (pag. 200, tab. IV, fig. 12) sie darstellt, indem verhältnismäßig selten eine der Querreihen aus Stacheln gleicher Größe besteht, sondern meist sehr feine und kleine Stacheln neben großen in derselben Reihe enthält. Auch sind oft die Stachelreihen unvollständig, nur auf $^1/_2$—$^1/_3$ der Breite der übrigen beschränkt, und nicht selten sind die Stacheln eines Teiles einer Querreihe oder einer ganzen solchen paarweise einander genähert. Häufig sah ich auch die Spermatophoren.

Typhloplanide aus dem Canandaigua-See.

Taf. IV, Fig. 7 und 8.

Für diese, Mitte Mai in den Gewässern des Seeufers gefundene Art kann nicht einmal die Tribus angegeben werden, da sie noch nicht geschlechtsreif und die Lage der Geschlechtsöffnung daher nicht zu bestimmen war.

Die Länge des ungequetschten Tieres (Fig. 7) beträgt 1 mm und das Vorderende des Körpers ist von der Augenregion an durch seitliche, wahrscheinlich Grübchenflecken entsprechende Einbuchtungen (*gf*) vom Reste scharf abgesetzt. Von da an verbreitert sich der Leib ganz allmählich bis zur Körpermitte — hier beträgt die Breite weniger als $^1/_4$ der Länge — um dann bis zu dem kurzen Schwänzchen sich ebenso gleichmäßig wieder zu verschmälern.

Spindelförmige Rhabditen treten aus, neben und hinter dem Gehirn (*g*) liegenden Bildungszellen (*stz*) in Straßen zum Vorderende, während dermale Rhabditen gänzlich zu fehlen scheinen. Sehr charakteristisch ist die Pigmentierung; sie wird durch grobe rotbraune Körner gebildet, die sich in meist longitudinal verlaufenden, hier und da verästelnden und am hinteren Ende anschwellenden Zügen (*pi*) anhäufen. Zwischen den Augen wird die Pigmentierung reticulär und geht direkt über in jene der beiden unregelmäßig gestalteten Augen (*au*). Diese sind voneinander doppelt soweit entfernt als vom Seitenrande des Körpers; ihr Pigment ist das gleiche wie im Körper, nur viel dichter angehäuft, so daß der Farbenton der Augen tiefer ist als jener des Körperpigmentes.

Der Mund liegt im Ende des ersten Drittels der Körperlänge und am ungequetschten Tiere bietet der Pharynx die typische Rosettenform dar. Doch liegt hier einer der seltenen Fälle vor, in welchem der

Pharynx rosulatus nicht von der Ventralfläche, sondern vom Vorderende des Darmes (22, pag. 2099) entspringt, so daß bei Quetschung (Fig. 8) seine Achse nach vorn gerichtet ist. Dabei ist dann auch zu sehen, daß der gelblich gefärbte Darm bis nahe an das Hinterende, den Umrissen des Körpers folgend, sich erstreckt. Vom Excretionsapparate sah ich nichts als Teile der vorderen Hauptstämme (*ehv*).

Typhloplanide von Irondiquait.

Taf. IV, Fig. 9 und 10.

Aus dem Schilfsumpfe bei der Tramwaybrücke fischte ich Anfang Juni ein Exemplar dieser, höchstwahrscheinlich zu den *Typhloplanini* gehörigen Art.

Der an beiden Enden abgerundete, nach hinten etwas stärker als nach vorn verjüngte Körper ist 0.5 mm lang und ganz pigmentlos, sodaß er, abgesehen von den bräunlichroten Augen und den Öltropfen des Darmes (*f*), farblos erscheint.

Die Augen(*au*) sind von unregelmäßiger, verästelter Form und von den Seitenrändern fast doppelt so weit als voneinander entfernt. Der Mund liegt an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel der Körperlänge. Zum Vorderende ziehen zahlreiche Stäbchenstraßen (*st*).

Das außerordentlich lebhafte Tier hatte noch nicht die weibliche Reife erreicht, indem weder Uteri noch reife Eier vorhanden waren und aus den, in den Seiten des Körpers nach vorn bis in die Region des Pharynx angehäuften zahlreichen Dotterzellen die Gestalt der Dotterstöcke nicht zu erkennen war. Unmittelbar hinter dem Pharynx, mit der Spitze nach hinten zur Geschlechtsöffnung (Fig. 10 *gö*) gerichtet, findet sich das männliche Copulationsorgan. Es ist von regelmäßig-ovaler Gestalt, empfängt an seinem vorderen Ende den Ductus seminalis (*ds*) und in dessen Umkreise die Ausführungsgänge der Körnerdrüsen (*kd*). Dementsprechend ist im Binnenraum des Copulationsorgans die Spermamasse (*sp*) central gelegen und rings von wurstförmigen Secretsträngen (*ks*) umgeben.

Von hinten her treten an das Atrium das verhältnismäßig große Germarium (Fig. 9 *ge*) sowie ein, wahrscheinlich als Bursa copulatrix (Fig. 10 *bc*) anzusprechendes, sehr muskulöses Organ heran. Dieses gliedert sich durch eine Einschnürung in zwei Abteilungen eine distale (*bc*) und eine proximale. Erstere weist starke Ring- und Längsmuskeln auf, von welchen die letzteren an der Mündung einen Kranz von verdickten Insertionspunkten darbieten. Der proximale etwas engere,

aber längere Abschnitt besitzt ebenfalls Ringmuskeln (*m*), welche sich aber mit den Längsfasern schief kreuzen. Das blinde Ende dieses Abschnittes empfängt die Ausführungsgänge zahlreicher kleiner Drüsen (*dr*).

Die Hoden sind rundlich-ovale, im Beginn der zweiten Körperhälfte liegende Säcke (Fig. 9 *te*), die von ihrem vorderen Ende die Vasa deferentia entsenden.

Die mit einem Scheidenrüssel versehenen *Kalyptorhynchia* (Graff *22*, pag. 2540) waren bisher in Nordamerika bloß durch die in Europa weit verbreitete

Gyratrix hermaphroditus Ehrbg. (= *Gyrator albus* Silliman, *49*, pag. 63, tab. IV, fig. 10) aus der Monroe County, N. Y., sowie die

Species dubia *Rhynchoprobolus papillosus* Schmarda (*48*, pag. 11, tab. II, fig. 25) aus dem Brackwasser von Hoboken, N. Y. vertreten.

Meine Untersuchungen betreffen die erstgenannte Art und eine neue Varietät derselben, sowie vier andre Arten, von denen drei neu sind und eine als Repräsentant einer neuen Gattung erscheint.

Familie Trigonostomidae.

(Graff *22*, pag. 2541).

Trigonostomum marki[1] n. sp.

Taf. IV, Fig. 44 und 45.

Trigonostomum intermedium Graff *23*, pag. 4.

Das Manuskript der *Rhabdocoelida* des »Tierreich« war schon eingepackt, als ich diese Art benannte und erst beim Niederschreiben dieser Zeilen werde ich gewahr, daß der Name »intermedium« schon von Attems (*1*, pag. 228) für eine Art derselben Gattung vergeben wurde.

Ihre Färbung ist ein dunkleres Gelb als jenes des *T. penicillatum* (O. Schm.) (*14*, pag. 341, tab. IX, fig. 15—20), mit welchem sie aber in Größe, Form der Augen und Organisation des Geschlechtsapparates übereinstimmt. Einen specifischen Unterschied begründet bloß der Bau der Chitinteile des männlichen Copulationsorgans. Während nämlich der Chitinanhang der Bursa seminalis sich in nichts von jenem des *T. penicillatum* (*14*, tab. III, fig. 19—21) unterscheidet, hat der Chitinpenis einen Bau, der Charaktere desjenigen der genannten Art sowie des *T. intermedium* (Attems) vereint.

[1] Benannt zu Ehren meines Freundes Prof. E. L. Mark von der Harvard University in Cambridge, Mass.

Er besteht bei *T. penicillatum* aus zwei löffelartigen Chitinplatten, einer größeren (*14*, tab. IX, fig. 18a *ch*) an ihrer konvexen Fläche mit der Samenblase verwachsenen und einer kleineren dünneren Platte ($ch_{,}$), welche der ersteren aufliegt und von dieser durch eine basale Umbiegung festgehalten wird. Durch ein beide Platten durchbohrendes Loch gelangt hier das Kornsecret in die kleinere Löffelplatte, während das Sperma in den Zwischenraum zwischen beide Platten gelangt und auf der Konkavität der größeren ausgeführt wird.

Bei *T. intermedium* besteht der Chitinpenis nach der Attemsschen Zeichnung[1] (*1*, fig. 23) aus einer Löffelplatte und einem darunterliegenden, rechtwinklig abgebogenen Rohr, welches länger ist als die Platte. Unsre vorliegende Art hat zwei Chitinplatten und zwischen beiden ein Chitinrohr (Taf. IV, Fig. 44 u. 45 *b*) gleich jenem der letztgenannten Species. Die obere kleinere Löffelplatte (l_1) gleicht in der Form der gleichnamigen Platte von *T. penicillatum*, die größere untere Platte (l_2) ist jedoch kahnförmig gestaltet und zeigt bei günstiger Einstellung am distalen Ende einen vertikalen Schlitz (*sl*), durch welchen das Secretrohr (*b*) — es wird das Kornsecret durch das Rohr ausgeführt, während das Sperma zwischen den beiden Löffelplatten in der Umgebung des Secretrohres ausläuft — hervortritt. Fig. 44 und 45 zeigen Varianten in der 26—36 μ betragenden Länge des Secretrohres, sowie in der Gestalt des basalen Endes (*a*) des Rohres, das in einen Ausschnitt der Basis der oberen Löffelplatte hineinpaßt.

Wenn man annimmt, daß Attems die untere Löffelplatte übersehen haben sollte, so würden die Chitinteile von *T. intermedium* (Attems) und *T. marki* gleich gebaut sein. Aber auch dann würde noch der auffallende Unterschied, welcher zwischen den Formen des Chitinanhanges der Bursa seminalis obwaltet (vgl. *1*, fig. 22 und *20*, tab. III, fig. 19—21), eine spezifische Trennung beider Arten rechtfertigen.

Diese Art fand sich in mehreren Exemplaren auf Ulven des Little harbor und zwischen Zosteren von Red Ledge bei Woods Hole.

Woodsholia lilliei[2] nov. gen., n. sp.

Taf. IV, Fig. 29—43, Textfig. 3.

Ein außerordentlich lebhaftes, bis 1,5 mm langes, schlankes Tier mit quer abgestutztem Vorderende (Fig. 29) und einer durch eine seichte

[1] Im Text sagt Attems bloß: »die Chitinteile des Penis erinnern an diejenigen, die Graff von *Hyp. penicillatus* beschreibt«.

[2] So benannt zu Ehren des Direktors des Marine Biological Laboratory Woods Hole, Prof. Frank R. Lillie.

Einschnürung vom übrigen Körper abgesetzten spatelförmigen Schwanzplatte (*cp*), die auf der Ventralfläche mit großen Klebzellen besetzt ist und zum Festheften dient. Bisweilen stülpt sich dabei die Ventralfläche dieser Schwanzplatte ein, so daß sie einem Saugnapf (Fig. 30 *cp*) gleicht. Diese Klebzellen sind polygonal und lassen schon ohne alle Reagentieneinwirkung einen großen hellen Kern und grobkörniges Plasma erkennen. Das Körperepithel enthält massenhafte, 4—6 μ lange cylindrische, an beiden Enden abgerundete Rhabditen, über die ganze Oberfläche sind zwischen den Cilien längere Geißelhaare (*gh*) eingepflanzt, die namentlich am Vorderende reichlich vorhanden sind. Pigment fehlt vollständig; an dem bei auffallendem Lichte schneeweißen Körper, ist als einziges farbiges Organ bei durchfallendem Lichte der weite Darm (Fig. 29 *da*) zu erkennen, der gelblichgraue Massen und lebhaftgelbe Körnchen enthält. Er reicht hinten bis zur Schwanzplatte und entsendet jederseits der Insertion des verhältnismäßig kleinen Pharynx (*ph*) einen Blindsack nach vorn. Eine selbständige Mundöffnung fehlt, indem die Pharyngealtasche (*pht*) sich nach vorn bis an den Rüssel fortsetzt, um in die hintere Wand der Rüsseltasche einzumünden (*phm* in Fig. 29 u. 31).

Die Augen (Fig. 29 *au*) sind voneinander fast doppelt so weit entfernt als vom Seitenrande des Körpers und haben die für die Gattung *Trigonostomum* charakteristische Gestalt, indem jedes aus zwei hintereinander liegenden schwarzbraunen bis schwarzen, je eine Linse einschließenden halbmondförmigen Pigmentbechern besteht, die miteinander durch eine schmale Pigmentbrücke verbunden sind. Diese Brücke kann, wie das linke Auge in der Textfig. 3 zeigt, auch fehlen, sei es, wie in diesem Falle, nur an einem Auge oder an beiden.

Textfig. 3.
Ein Fall von Augenstellung bei *Woodsholia lilliei* nov. gen., n. sp.

Der Rüssel bietet in Umfang und Lage nichts besonderes dar, sein Endkegel (*ek*) ist etwa halb so lang als der Muskelzapfen und die Mündung der Rüsseltasche hat die dreiseitige Gestalt (Fig. 32 *rö*), von welcher der Name der typischen Gattung dieser Familie hergenommen wurde.

Etwas hinter der Geschlechtsöffnung entspringen von der Seitenwand des Körpers zwei Muskelbündel (Fig. 29, *M*), die offenbar Wurzeln von langen Rüsselretraktoren sind, wie solche auch bei manchen Arten der Gattung *Trigonostomum* (22, pag. 2090) vorkommen.

Die Geschlechtsöffnung (Fig 29 *gö*) liegt im Ende des dritten

Viertels der Körperlänge und ist umgeben von einer Drüsenrosette, die ihr grobkörniges Secret radiär zum Atrium entsendet. Die vom Pharynx bis in die Höhe der Geschlechtsöffnung reichenden, rosenkranzförmig gestalteten Dotterstöcke (*vi*) nehmen die Seiten des Körpers ein und besitzen näher zu ihrem vorderen Ende je einen, bloß Keimzellen erzeugenden Abschnitt, welcher auf der medialen Seite gegen die Körpermitte als Papille (*ge*) vorspringt. Wir haben es also hier mit zwei Germovitellarien zu tun, deren Germarabschnitte sich wahrscheinlich in der Mitte zu einem, nach hinten zum Atrium ziehenden gemeinsamen Oviduct vereinigen. Er wurde wohl deshalb nicht gesehen, weil er von der mächtigen Bursa seminalis (*bs*) bedeckt wird, die ein Drittel der Körperlänge messend, mit ihrem Ausführgange (*bst*) genau in der Mittellinie gegen die Geschlechtsöffnung zieht. Die Bursa enthält Sperma und Kornsecret (*ks*) und variiert in der Gestalt je nach ihrem Füllungszustande. In halbleerem Zustande (Fig. 33) ist sie mit einer oder zwei Einschnürungen versehen. Stets trägt sie an der Seitenwand ihres proximalen Viertels ein, von ihrer Muscularis umschlossenes und daher keine Kommunikation mit dem Leibesraum herstellendes Chitinanhängsel (*ch*). Dieses, nur einer einzigen Art der Trigonostomidae fehlende Bursaanhängsel (vgl. *22*, pag. 2363) variiert auch bei der vorliegenden Art in weiten Grenzen sowohl in seiner Länge als auch in seiner Form. Im allgemeinen besteht es aus einem in den Binnenraum der Bursa sich öffnenden, trichterförmig erweiterten Basalteil, dessen Mündung bald homogen ganzrandig (Fig. 39—41), bald mit radiären Leistchen versehen (Fig. 42), bald mit feinen Stacheln oder Zähnchen besetzt (Fig. 43) ist. Der Trichter setzt sich bald allmählich (Fig. 40—43), bald unvermittelt (Fig. 39) nach außen in ein langes, spiral gedrehtes Rohr fort, das allmählich enger werdend sich bald in ein Büschel von feinen divergierenden Härchen auffasert (Fig. 40), bald sich gegen das Ende in drei Röhrchen spaltet, die entweder offen (Fig. 39) oder geschlossen enden und in letzterem Falle an ihrer Spitze blasig aufgetrieben sein können (Fig. 41).

Die männlichen Geschlechtsorgane zeigen eine ganz auffallende Übereinstimmung mit jenen des oben (S. 51) beschriebenen *Proxenetes modestus*. Den wesentlichsten Unterschied begründet die Form der Hoden, die dort gestreckt und eingeschnitten, bei der vorliegenden Art jedoch rundlich oval (Fig. 29 *te*) sind. Die Vasa deferentia (*vd*) gehen aber auch hier vom Hinterende der Hoden ab, schwellen distal zu falschen Samenblasen (*vs,*) an und münden getrennt in eine rundliche bis birnförmige Samenblase, während in der Umgebung der Vasa

deferentia die Ausführungsgänge der Körnerdrüsen (*kd*) eintreten. Das Secret der letzteren erfüllt in rundlichen Ballen (*bp*) die Samenblase und wird durch ein Chitinrohr ausgeführt, während das Sperma sich in deren distalem Ende anhäuft (*sp*) und in der Umgebung des Secretrohres durch eine Chitinrinne ausfließt.

Beide Teile des Chitinpenis (*chp*) variieren in ihrer Gestalt und Länge. Das Secretrohr beginnt mit einer trichterförmigen Erweiterung (Fig. 34 *a*), die dann in einem Bogen mit kleinem Radius in das fast rechtwinklig zum Trichter stehende Rohr (*b*) übergeht. Die Gesamtlänge des Secretrohres schwankt von 32—92 μ. Die Länge der Spermarinne (*e*) schwankt nicht in so weiten Grenzen, aber desto mehr in der Form sowie in der Art, wie sie mit dem Secretrohr verbunden ist. Ihre typische Form — eine oben in ganzer Länge offene Halbrinne, auf deren Grunde das Secretrohr ruht — zeigt Fig. 36, und die Rinne ist hier 34 μ lang. Häufig ist die Rinne in ihrem distalen Teil unten gespalten, so daß zwischen den Seitenteilen (Fig. 34 e_1 u. e_2) ein Schlitz klafft. Dasselbe ist der Fall bei Fig. 35 und 37, nur daß hier der Schlitz sich proximal noch weiter fortsetzt und die Seitenteile der Rinne an ihrer Spitze zu scharfspitzigen Haken ausgezogen sind. Bei Fig. 35 geht der Schlitz bei gleichzeitiger Verschmälerung der Seitenteile soweit, daß das Secretrohr bloß an der Basis unten von der Rinne umfaßt wird, während gleichzeitig an dieser Stelle die Seitenteile dorsal verwachsen scheinen, so daß hier eine ringförmige Führung für das Secretrohr hergestellt wäre. Schließlich zeigt das durch starke Quetschung hergestellte und in Fig. 38 abgebildete Präparat die hakigen Seitenteile gänzlich von einander getrennt und bietet damit große Ähnlichkeit dar mit den entsprechenden Teilen von *Proxenetes modestus* (Fig. 14). Die Aufhängung der Spermarinne an den trichterförmigen Anfang des Secretrohres wird meist durch zwei Bändchen (Fig. 38 *d*), die bisweilen miteinander verwachsen scheinen (Fig. 34 u. 35), bewerkstelligt und in den letzteren beiden Fällen ist zwischen Aufhängeband und Trichter noch eine Copula (*c*) eingeschaltet. Am einfachsten gestaltet sich die Verbindung in Fig. 36, wo von den beiden in Betracht kommenden Teilen des Chitinapparates direkte Verlängerungen abgehen, die miteinander in Kontakt treten.

Die reifen Spermien sind etwa 0,1 mm lange Fäden, die an ihrem Vorderende stumpf enden, hinten aber äußerst fein ausgezogen sind.

Diese Art ist sehr gemein bei Woods Hole, ich fischte sie im Eelpond, Little harbor, bei Grass Island und auf den Zosteren bei Red Ledge.

Häufig finden sich im Darme Nematoden, die länger sind als das Turbellar selbst und ich zweifle nicht daran, daß es sich hier ebenso um Nahrungsobjekte handelt, wie bei dem früher von mir verzeichneten Vorkommen von Nematoden im Darme des *Proxenetes flabellifer* Jens. (*29*, pag. 84).

Die Kombination des Mundes mit der Mündung der Rüsseltasche ist gewiß ein wichtiger, die in Rede stehende Art von allen übrigen *Kalyptorhynchia* unterscheidender Charakter. Wenn wir aber die bei den *Mesostomatini* (*22*, pag. 2538) obwaltenden Verhältnisse berücksichtigen, wo die Kombination des Mundes mit dem Excretionsporus (*22*, pag. 2100) oder mit der Geschlechtsöffnung (*22*, pag. 2217) bei sonst nahe verwandten Arten vorkommen oder fehlen kann, so dürfen wir im vorliegenden Falle die Kombination von Mund und Rüsseltaschenöffnung nur als Genuscharakter bewerten.

Woodholia nov. gen.

(*Woodshollia 23*, pag. 4).

Trigonostomidae, bei welchen der Mund sich in die Rüsseltasche öffnet. Mit zwei Germovitellarien und zwei kleinen birnförmigen Hoden; der Bulbus des männlichen Copulationsorgans ist nicht in einen Samen- und einen Secretbehälter geschieden.

Für die beiden andern Genera der Trigonostomidae (*Hyporcus* und *Trigonostomum*) ist nunmehr der bisherigen (*22*, pag. 2543) Charakteristik voranzusetzen: »Die Mundöffnung ist von der Öffnung der Rüsseltasche getrennt«.

Familie **Polycystididae**.

(Graff *22*, pag. 2542).

Phonorhynchus helgolandicus (Meczn.).

Taf. IV, Fig. 46—48.

Diese von der Disko-Bay und dem weißen Meere bis in die Adria verbreitete Art fand ich am Strande bei Stamford, Conn., Center Island und bei Woods Hole (Eel Pond, Grass Island, Red Ledge, Butlers), wo sie zu den häufigsten Arten gehört.

Die Chitinrohre des männlichen Copulationsapparates variieren auch hier und ich bilde zu den schon bekannten Varianten (*14*, tab. IX, fig. 23—26) zwei ab, von denen die eine (Fig. 47) durch bisher nicht

bekannte Komplikationen, die andre (Fig. 48) durch ihre einfache Gestaltung auffallen. Die letztere zeigt ein ganz glattes kurzes Secretrohr (*chg*) und ein aller Skulpturen und Anhänge entkleidetes gemeinsames Rohr (*ch*), das noch dazu auf der hinteren Seite der Mündung in zwei hakig gekrümmte Fortsätze gespalten ist. Die andre (Fig. 47) weist etwa in halber Länge des Secretrohres einen Kranz von Höckerchen auf, während der proximale Rand der Öffnung des gemeinsamen Rohres (*ch*) in zwei Lappen ausgebuchtet ist (ähnlich wie in *14*, fig. 23 *a*) und die distale Öffnung zwei Sporen trägt, die aber nicht wie der sonst meist vorhandene einfache Sporn von dem erweiterten Vorderteil der Mündung entspringend nach hinten ziehen, sondern im Gegenteil hinten entspringen und mit ihrer gekrümmten Spitze nach vorn und oben gerichtet sind.

Wichtiger ist die Auffindung einer, bisher offenbar übersehenen Führung für den Giftstachel. Sie besteht aus einem von der Wand der Vesicula granulorum entspringenden Muskel (Fig. 46 *m*), der sich distal in zwei, die Spitze des Giftstachels (*chgv*) umfassende Schleifen (*ms*) fortsetzt.

Polycystis roosevelti[1] n. sp.

Taf. IV, Fig. 24—28.

Ich fand diese Art im Bodensatz des Baches bei den East wide waters von Rochester, wo sie sich von kleinen Crustaceen ernährt. Die größten der sechs von mir gefundenen Exemplare waren 2 mm lang. Das Vorderende mit dem äußerst beweglichen Rüssel war ganz durchsichtig, der Rest des Körpers schwach rötlich — wozu außer der von Bresslau (*1*. pag. 417) schon bei seiner nahe verwandten Art (*P. goettei*) gefundenen gefärbten Leibesflüssigkeit auch die rötlichgelben Öltröpfchen des Darmes beitragen. Dazu findet sich mehr oder weniger reichlich ein subkutanes braunes Pigment, das zwischen den Längsfasern des Hautmuskelschlauchs angehäuft, eine Art Streifung bedingt. Die Elemente dieses Farbstoffes haben Stäbchengestalt.

Der Bau des Tieres stimmt außerordentlich überein mit jenem der genannten europäischen Süßwasser-Polycystide, wie ich mich allerdings erst nachträglich überzeugte, als ich mich über manche der von mir nach dem lebenden Objekte nicht aufgeklärten Punkte durch Schnittserien unterrichtete. Ich hebe demnach nur jene Punkte hervor,

[1] Benannt zu Ehren des Expräsidenten der U.S.A., Herrn Theodor Roosevelt.

über welche BRESSLAU nichts erwähnt oder welche ich abweichend von dem bei *P. goettei* vorliegenden Verhalten fand. So sei das Vorhandensein zweier mächtiger langer Retraktoren des Rüssels betont, deren Ursprung seitlich nahe dem Hinterende liegen. Hinter dem Rüssel liegen große Drüsen, die in den Muskelzapfen eindringen, wie ich unten (S. 67) für *G. hermaphroditus hermaphroditus* erwähne. Beiderlei Gonaden fand ich ganz wie bei der europäischen Art, desgleichen die allgemeine Beschaffenheit der Copulationsorgane. Das Secretreservoir (Fig. 24 u. 26 *b*) ist von der Samenblase getrennt, wie ich mich an Schnitten überzeugte. Wenn in den beiden genannten Figuren ein Ductus seminalis (*ds*) gezeichnet ist, der in das Secretreservoir mündet, so ist diese Täuschung dadurch zustande gekommen, daß tatsächlich an keinem der beiden von mir geschnittenen Individuen in dieser Höhe eine Samenblase vorhanden ist. Der röhrenförmige Ductus seminalis schwillt vielmehr erst unmittelbar vor seiner, zu Seiten der Basis des Chitinrohres erfolgenden Einmündung in den männlichen Genitalkanal zu einer kleinen ovalen Blase an. Das chitinöse Secretrohr ist bloß bis 20 μ lang (gegen 35 μ bei *P. goettei*) und ist nicht S-förmig, sondern ein einfaches, an der Basis trichterförmig erweitertes und mit der gerade abgestutzten Spitze einfach und zwar höchstens um 90° gekrümmtes Rohr.

Auch die Form der, gleichfalls stets bloß in der Einzahl vorhandenen Eikapseln bietet Differenzen. Sie sind hier nicht rundlich, sondern viel länger als breit und die Breite nimmt auffallend gegen den Stiel zu (Fig. 27 u. 28); die größten Durchmesser betragen 0,280 : 0,184 mm, der Stiel ist im Verhältnis zu dem Eistiel bei *P. goettei* kurz (12 μ) und dick, bisweilen (Fig. 28) an seiner (meist einen Dotterpfropf tragenden) Mündung gezähnt. Die Excretionsblase verhält sich in Bau und Lage wie bei *P. goettei*. Auf Querschnitten läßt sie sich als dorsoventral abgeplattetes, dem ventralen Integument dicht anliegendes Rohr 0,15 mm vom Porus nach vorn verfolgen. Das Lumen wird schließlich ein enger Spalt, der sich an seinem Vorderende — und nicht etwas hinter demselben — in zwei dünnwandige, nach auswärts und vorn abgehende geschlängelte Excretionskanäle teilt. Auch Excretionsbecher sind in meinen Schnitten zu sehen: die Becher sind nicht scharf von den Capillaren abgesetzt, sondern allmählich trichterförmig erweitert und werden von einer birnförmigen Wimperzelle verschlossen.

Im Darm dieser Turbellarie fanden sich zahlreiche kugelige Sporozoen von 28—32 μ Durchmesser mit einem runden 7 μ breiten Kern.

Familie Gyratricidae.

(Graff *22*, pag. 2545.)

Gyratrix hermaphroditus Ehrbg.

Ich habe in meiner Monographie (*14*, pag. 335) die augenlose von Forel in der Tiefe des Genfersees, von Vejdovsky in lichtlosen Brunnen gefundene und als var. *coeca* (*Prostomum lineare* var. *coecum*) bezeichnete Form, die seither auch in Flüssen (bei Moskau) gefunden wurde, specifisch von *G. hermaphroditus* getrennt, halte es aber für richtiger, sie als Subspecies *G. hermaphroditus coeca* (Vejd.) neben *G. hermaphroditus hermaphroditus* Ehrbg. zu stellen. Eine dritte Subspecies habe ich in salzigem Wasser bei Woods Hole gefunden und werde sie als *G. hermaphroditus maculata* n. subsp. beschreiben.

Gyratrix hermaphroditus hermaphroditus Ehrbg.

Taf. IV, Fig. 17—19.

In Rochester fand sich diese Art sehr zahlreich im Peatbog der East Goodman Street. Neben Individuen mit normal röhrenförmig gestalteter Stiletscheide (Hallez *24*b, tab. XXI, fig. 1) fanden sich auch solche mit dem Haken an der Scheidenspitze (*14*, tab. X, fig. 24 bis 26). Ein eigentümliches Verhalten beobachtete ich an den Rhabdoiden des Rüsselendkegels. Sie messen 16—20 μ und zeigen sich im frischen Zustande (Fig. 19 *a*) aus einer Reihe von glänzenden Elementen aufgebaut, die isoliert im Wasser kugelig aufquellen, womit eine Verkrümmung des Rhabdoits einhergeht (*b*). Für die an der Basis des Rüssels hinter dem Muskelzapfen liegenden Drüsen (*22*, pag. 2088—2089) kann ich jetzt, wie oben bei *Polycystis roosevelti* (S. 66) auf das bestimmteste behaupten, daß ihre Ausführungsgänge in den Muskelzapfen eindringen, wo sie ziemlich weit nach vorn zu verfolgen sind.

An dem nach vorn zur Excretionsöffnung umgebogenen Hinterende der Hauptstämme (Fig. 18) habe ich die Beobachtung gemacht, daß sie unter dem Druck des Deckglases in ihrer ganzen Ausdehnung variköse Ausbuchtungen erfahren können. Schließlich sei eine von der normalen Gestalt abweichende Eikapsel (Fig. 17) abgebildet, die sich allmählich zu ihrem Stiel verschmälert und viel länger ist als gewöhnlich: ihre größten Durchmesser betragen 0,2 : 0,08 mm.

Gyratrix hermaphroditus maculata n. subsp.

Taf. IV, Fig. 20—23

In Woods Hole befindet sich auf der linken Seite der zur Villa Gardiner führenden Straße ein Tümpel, der von Regen- und Seewasser

gespeist, keinen Abfluß besitzt und in welchem daher im Sommer der Salzgehalt sehr groß wird. Hier fand ich in Massen einen *Gyrator*, der sich vom *G. hermaphroditus* Ehrbg. zunächst durch seine hellgelbe Farbe unterscheidet. Diese wird hervorgebracht (Fig. 23) teils durch eine so gefärbte Leibeshöhlenflüssigkeit, teils durch ovale 2 μ lange Häufchen von meist sechs bis zehn ovalen schwefelgelben Körperchen, die parallel der Oberfläche in der Außenschicht der 4 μ dicken Haut liegen und eine sehr charakteristische Tüpfelung des ganzen Körpers bedingen. Die Chitinteile des Stachelapparates sind viel robuster als bei den andern Subspecies und das Sperma und Kornsecret gemeinsame Chitinrohr (Fig. 20 *ch*) ist auch hier wie bei jenen bald mit, bald ohne Endhaken zu finden. Die Augen sind schwarz. Der einfache Hoden erscheint bisweilen ziemlich gleichmäßig durch Einschnitte (Fig. 22) in einer Reihe von Unterabteilungen zu zerfallen, doch ist daran die Tunica propria nicht beteiligt. Die Bursa seminalis sah ich oft ganz erfüllt von Sperma, das aber schon bei schwachem Druck ausgestoßen wird; so erklärt sich wohl auch, warum man bei *G. hermaphroditus* so häufig nur geringe Mengen von Sperma in der großen Bursa vorfindet. An jungen Tieren sah ich, wie die nach vorn umbiegenden Enden der Hauptstämme des Excretionsapparates (Fig. 20 *eh*), bevor sie ausmünden (*eö*) jederseits ein Knäuel (*ek*) bilden. Die Eikapsel (Fig. 21) hat stets einen sehr kurzen, an seinem Ende verbreiterten Stiel.

Als Species dubiae *Rhabdocoelorum* müssen schließlich aus Nordamerika noch die folgenden Arten angeführt werden, welche in keine der Familien dieser Abteilung mit Sicherheit eingereiht werden können.

Vortex? cavicolens Pack. (A. S. PACKARD jr. *44* u. *45*). Im Bache einer der Carter-Höhlen in West Kentucky gefunden.

Plagiostoma (?) *planum* Sillim. (*49*, pag. 68, tab. IV, fig. 1 bis 2). Von SILLIMAN in der Monröe County, N. Y., gefunden und von GIRARD (*12*, pag. 216) als *Rhabdostoma* (n. gen.) *planum* bezeichnet. Ist wahrscheinlich eine nicht geschlechtsreife Prorhynchide.

III. Alloeocoela.

In diesem Abschnitte sollen auch die zu meiner Arbeit »Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas« (*19* u. *20*) gehörigen Alloeocoelen beschrieben werden.

Aus der Abteilung der *Alloeocoela* waren von Nordamerika bisher

bloß zwei species dubiae der Monocelididae sowie eine mit Sicherheit in keine der Familien der »*Rhabdocoelida*« einzureihende Art bekannt; alle drei werden am Schlusse anzuführen sein.

Familie Plagiostomidae.

(Graff *22*, pag. 2549).

Plagiostomum sulphureum (Graff).

In Lesina fand ich unterhalb des Convento Exemplare dieser bisher (Graff *14*, pag. 387, Böhmig *2*, pag. 360, Micoletzky *41*, pag. 9, Gamble *8*b, pag. 472) bloß aus der Umgebung von Triest und aus Pont Erin auf Man bekannten Art, welche statt gelber, hellgrüne Rhabditen besaßen. Bei ausgestrecktem Vorderende liegt die Mundöffnung kurz hinter dem Vorderende, deren Verschiebung unter das Gehirn (Böhmig *2*, pag. 362) ist demnach eine Folge der Kontraktion.

Plagiostomum meledanum n. sp.

Taf. V, Fig. 1, 2.

Im März und April auf Lesina und außerdem im Lago di Sa. Maria auf Meleda fand ich ein der vorher genannten Art in der Körperform sehr ähnliches bis 3 mm langes *Plagiostomum*, das aber viel weniger lebhafte Bewegungen aufweist. Die etwa 5 μ dicke Hautschicht wird auch hier erfüllt von 3—4 μ langen an beiden Enden abgestumpften und hellschwefelgelben Rhabditen. Die beiden schwarzen Augen (Fig. 1 *au*) sind aber fast zweimal so weit voneinander als vom Seitenrande des Körpers entfernt und bestehen aus je zwei, durch eine Einschnürung voneinander abgesetzte Pigmentflecken. Copulationsorgane und Spermien gleichen sehr jenen von *P. sulphureum*. Der auffallendste Unterschied von der genannten Art wird jedoch dadurch bedingt, daß der mit einem hellen Saum versehene Pharynx (*ph*) hier gut $2^1/_2$mal länger und breiter ist. Dazu kommt, daß im Mesenchym massenhafte Zoochlorellen enthalten sind, die in Farbe und Bau sowie Teilungszuständen den von K. Brandt (*3*,) auf seiner Taf. XX. fig. 107 und 108 abgebildeten gleichen. Ihre Größe beträgt 5,7—10 μ und sie bedingen eine bräunlichgelbe Farbe des Tieres, vielleicht auch das langsamere Kriechen. Die Exemplare von Meleda enthielten zum Teil bedeutend weniger Zooxanthellen als jene von Lesina, und man sah dann im Vorderende des Körpers in der Region zwischen Pharynx und Spitze deren nur vereinzelte. Der Darm enthielt Diatomeen.

Plagiostomum maculatum (Graff).

Taf. V, Fig. 3—7.

Zu den von mir (*14*, pag. 388) und MICOLETZKY (*41*, pag. 9) beschriebenen Färbungsvarianten fand ich in Neapel die in Fig. 3 abgebildete mit vollständiger Retikulierung des vor der Ringfurche (*w*) liegenden Endteiles. Sowohl bei den Exemplaren von Neapel als auch bei solchen von Lesina fanden sich im Darmepithel massenhafte Zooxanthellen.

Wie BÖHMIG (*2*, pag. 391), so fand auch ich Diatomeenschalen und Nadeln von Kieselspongien im Darm. Da der genannte die Histologie dieser Art zwar genau studiert, aber keine Totaldarstellung des männlichen Copulationsorgans gegeben hat, so bilde ich dasselbe im Ruhezustande (Fig. 4) und in Erection (Fig. 5) ab. Ein Vergleich mit BÖHMIGS Figur (tab. XVIII, fig. 1) zeigt, daß unsre proximale Blase *vs* der dort ebenso bezeichneten Samenblase, unsre *vg* der dort (pag. 395) als *Vsg* bezeichneten Blase entspricht, deren Kornsecret von den »großen« Drüsen *Ksdr* geliefert wird. Die bloß in meiner Fig. 4 zu sehenden, zwischen der Kornsecretblase und dem Penis angehäuften Secretschollen *ks* sind auch in BÖHMIGS Figur und Beschreibung (pag. 396) erwähnt als Secret der »etwas kleineren Drüsenzellen, welche . . . einesteils in den Blasenteil des Penisrohres (*Pev*) andernteils am freien Rande der Penisscheide (— bei meiner Fig. 4 *pse* —) münden«. Meine Figuren zeigen deutlich, daß das Copulationsorgan ein langes muskulöses Rohr (*pe*) darstellt, das von einer ebensolchen Scheide (*pse*) umschlossen wird, durch deren Öffnung die Penisspitze vorgestreckt werden kann (Fig. 5). Im Ruhezustande stülpt sich der distale Teil des Penis in seinen proximalen Abschnitt ein und dieser letztere wird damit zur »inneren« Penisscheide (*psi*). Die reifen Spermien (Fig. 7) bestehen aus einem cylindrischen, vorn eine scharfe Spitze tragenden Körper, in welchem der Centralfaden vier bis fünf Spiraltouren bildet, und der etwas längeren Schwanzgeißel; solche die noch nicht ganz reif sind besitzen die in Fig. 6 dargestellte Form.

Plagiostomum rufodorsatum (Ulj.)

Taf. IV, Fig. 52—54.

Diese von ULJANIN (*50*, pag. 27, tab. IV, fig. 6—9) als *Acmostomum rufodorsatum* beschriebene und von mir als *Plagiostomum* erkannte (*14*, pag. 386) Art habe ich in Lesina und später in Sewastopol (vor der biologischen Station und in der Panajotbucht) gefunden, und

kürzlich ist sie auch von MICOLETZKY (*41*, pag. 10) bei Triest konstatiert worden. Die subterminale Lage des Mundes (Fig. 52 *m*) und die terminale Geschlechtsöffnung (*gö*), sowie die Form des Copulationsorgans geben im Zusammenhange mit der Färbung und der Gestalt genug Anhaltspunkte, um die Identität unsrer Exemplare mit der ULJANINschen Art für gesichert zu halten. Die Farbe des reticulären Pigmentes variiert im Ton von Sepia bis Zimmtbraun und in der Intensität. Bei dem in Fig. 52 bei sehr geringer Quetschung dargestellten Individuum von Sewastopol war die reticuläre Zeichnung in den Seiten hell gelblichbraun und nahm zur Mitte des Körpers einen immer tieferen zimmtbraunen Ton an, der bei schwacher Vergrößerung oder für das freie Auge als ein dunkler, von den Augen bis zum Copulationsorgan ziehender Medianstreif erscheint. Zum reticulären körnigen Pigment tritt hinzu eine hellgelb gefärbte Leibesflüssigkeit. Der verhältnismäßig kleine Pharynx (*ph*) liegt vor den halbmondförmigen, schwarzen Augen (*au*), die voneinander ebenso weit entfernt sind, wie von den Seitenrändern des Körpers. Der Darm hat meist eine graubräunliche Farbe.

Die Geschlechtsöffnung *gö* führt in einen kurzen Genitalkanal, welcher sich zu einer großen Blase erweitert, deren proximaler Teil als Samenblase (*vs*) dient und die angeschwollenen Vasa deferentia (*vd,*) aufnimmt, während der distale Schollen von Kornsecret enthält (*vg*). Die relative Menge beider Stoffe wechselt, wie aus Fig. 54 hervorgeht. Diese Figur zeigt auch, daß das cylindrische Penisrohr im Reifezustande nach innen in die Samenblase eingestülpt ist (*de*), während Fig. 52 den Ductus ejaculatorius nach außen umgestülpt und als Penis (*pe*) funktionierend darstellt.

Bei den geschlechtsreifen Individuen finden sich nicht bloß die Keimzellen (*ge*), sondern auch die Dotterstocksfollikel (*vi*) lose zu Seiten des Darmes zerstreut, gleich den Hodenfollikeln. Was ULJANIN in seiner Fig. 8 als einen der beiden Eierstöcke beschreibt, ist wahrscheinlich nichts andres als ein Dotterstocksfollikel. Die ausgewachsenen Keimzellen enthalten in ihrem peripheren Plasma glänzende und teilweise über die Oberfläche vorragende Körnchen eingebettet (vgl. *22*, pag. 2305).

Die reifen Spermien hat schon ULJANIN ziemlich gut abgebildet; aus Fig. 53 ist aber zu sehen, daß die vordere Geißel viel kürzer ist als der Schwanz, auf welchen sich die Ausläufer der beiden Plasmasäume fortsetzen; die Länge des Spermiums beträgt etwa 30 μ, die größte Breite mit den Säumen fast 1 μ. Ob die von HALLEZ (*25*, pag. 101, tab. I, fig. 1—3; tab. II, fig. 1) als *Plagiostoma rufodorsatum* beschriebene Form mit der vorliegenden identisch sei, erscheint zweifelhaft.

Plagiostomum vittatum (Leuck.).

Taf. V, Fig. 8.

Daß die von mir (*14*, tab. XVII, fig. 6) dargestellten Farbenvarietäten dieser Art nicht alle Möglichkeiten erschöpfen, hat schon Gamble (*8*b, pag. 476) betont und es wird dies durch eine neue, von mir im Robbenbassin der biologischen Station Bergen gefischte (Taf. V, Fig. 8) bestätigt. Die beiden Paare von hellen Flecken sind offenbar Reste der häufig vorkommenden hellen Querzonen (*14*, tab. XVII, fig. 6 *f*). Daß mit entsprechend gezeichneten Exemplaren dieser Art *Vorticeros auriculatus* verwechselt wird, wenn seine Tentakeln eingezogen sind (Gamble), kann umso leichter dann vorkommen, wenn *P. vittatum* so groß wird wie an der angeführten Lokalität in Bergen. Die im Juni daselbst erbeuteten Exemplare waren gar nicht selten 2,5 mm, bisweilen sogar 3 mm lang.

Plagiostomum koreni Jens.

Taf. V, Fig. 9.

Ich konnte in Bergen zwei bei Sartorö gefischte Exemplare untersuchen. Dem einen fehlte das reticuläre Mesenchympigment vollständig und damit das dunkle Querband. Die Haut enthielt die schon von Jensen (*29*, pag. 55, tab. V, fig. 1—8) beschriebenen Elemente: stark lichtbrechende spindelförmige Rhabditen und schmutziggelbe rundlich-ovale, aus groben Körnchen zusammengesetzte Körper, die der von der Fläche betrachteten Haut eine gelbe Punktierung verleihen. Diese Körper sind nur in der Region zwischen den Augen spärlich, sonst aber reichlich über den ganzen Körper verbreitet. Bei diesem Exemplar boten die Augen nicht so klar (wie Jensen als Regel angibt) die Zusammensetzung aus zwei Pigmentbechern dar; das rechte Auge (*au*) entsandte nach vorn überdies einen Fortsatz (au_1), der wie das übrige Augenpigment aus lebhaft karminroten Körnchen bestand.

Das zweite Exemplar hat ein schwach angedeutetes reticuläres Querband, und die Augen so gestaltet wie Jensen (fig. 5) angibt.

Plagiostomum stellatum n. sp.

Taf. IV, Fig. 49—51, Textfig. 4.

Die eigentümliche Art der Pigmentierung sowie der Augenform werden diese Art leicht von andern unterscheidbar machen. Etwa 1 mm lang mit bauchständigem, vom Vorderende verhältnismäßig weit abgerückten Mund (Fig. 50 *m*) und einem hinter dem Gehirn

liegenden Pharynx von normaler Größe, erscheint das Tier zunächst durch die im Darm (*da*) enthaltenen gelben Körnchen gefärbt. Das Vorderende ist quer abgestutzt oder bisweilen sogar in der Mitte, mit der Partie, an welcher die mächtigen schwach gelblichen Stirndrüsen (Fig. 49 *sd*) münden, etwas eingebuchtet. Ein von schmutzig grünlichgelb bis schmutzigbraun schwankendes Mesenchympigment ist sehr charakteristisch verteilt. Es bildet zunächst zwischen den Augen einen vom Pharynx bis zum Vorderende reichenden Fleck (Fig. 50 *pi*), der aus einem Netz feiner Fäden besteht, deren Enden öfter kommaförmig anschwellen. Dieser Fleck kann seitlich auch über die Augen bis nahe an den Seitenrand hinausgehen (Textfig. 4), oder die vordere Körperspitze frei lassen und weniger feine Fäden aber zahlreiche kommaförmige Verdickungen darbieten (Fig. 49). Da diese Erscheinung sich bei zerquetschten Tieren stets darbietet, so scheint sie auf pigmentführende Mesenchymbalken zurückzuführen zu sein, die, abgerissen, lokal zusammenschnurren und sich verdicken können. Außer dem Kopffleck sind fein sternförmig verästelte, wahrscheinlich je einer Pigmentzelle entsprechende Pigmentflecke über den Körper — selten bis in die Region der Geschlechtsöffnung — verteilt. In maximo zählte ich deren 25, und in einem Falle fehlen sie ganz. Die am häufigsten anzutreffende Zahl und Anordnung ist in Fig. 50 dargestellt. Man zählt hier 14 Sternzellen (*pz*) in zwei hinter dem Pharynx liegenden Querreihen von je vier, dann einem Paar besonders großer in der Mitte der Körperlänge und vier am Beginn des letzten Körperdrittels — letztere unregelmäßig — verteilt.



Textfig. 4.
Eine Form des Kopfflecks und der Augen von *Plagiostomum stellatum* n. sp.

Die beiden Augen (Fig. 50 *au*) sind etwas weiter voneinander entfernt als von den Seitenrändern des Körpers und werden durch dasselbe Mesenchympigment gebildet, welches die Zeichnung hervorruft, doch ist es in den Augen so dicht angehäuft, daß diese einen schwärzlichen Ton erhalten. Das Schema des Auges ist hier das Doppelauge mit je einer schief nach vorn und einer schief nach hinten sehenden »Linse«, so daß der Pigmentbecher aus einer Längszone besteht, die durch einen quer nach außen gehenden Ast den Doppelbecher herstellt. Wie sich dieses Schema im Einzelfalle modifiziert, zeigen Fig. 49 und Textfig. 4.

Die 4 μ dicke Hautschicht enthält keinerlei Pigment, aber rundliche krümelige Pseudorhabditen von etwa 2 μ Breite.

Der Körper geht im letzten Drittel allmählich in ein Schwänzchen aus, an dessen Basis sich die Geschlechtsöffnung (*gö*) befindet. Das vor

ihr liegende männliche Copulationsorgan scheint ganz ebenso wie bei *Plagiostomum maculatum* (Taf. V, Fig. 4 u. 5) gebaut zu sein. Der aus Samenblase (Fig. 50 u. 51 *vs*) und Secretblase (*de,*) bestehende Bulbus setzt sich in den Ductus ejaculatorius (*de*) fort, welcher im Ruhezustande sich doppelt einfalten und zwei »Penisscheiden« bilden, bei der Erection aber als »Penis« nach außen vorgestülpt werden kann. Die bis 60 μ langen Spermien sind sehr ähnlich jenen von *P. morgani* (Taf. V, Fig. 21) gestaltet. Die Hodenfollikel (*te*) beginnen vor den Augen und verbreiten sich bis in die Gegend des Copulationsorgans. Die beiden Keimstöcke (*ge*) liegen in der Mitte der Körperlänge und die schwach eingeschnittenen beiden Dotterstöcke (*vi*) fassen die Seitenränder des Darmes in ganzer Länge ein.

In Woods Hole auf Zosteren des Eelpond, Red Ledge und Grass Island ziemlich häufig.

Plagiostomum morgani[1] n. sp.

Taf. V, Fig. 20 und 21.

Bei einer Länge von 1—1,6 mm ähnelt die Gestalt und Organisation sehr jener des *P. stellatum*. Ein ähnlicher Kopffleck wie dort, aber aus einem schwarzbraunen Reticulum gebildet, findet sich auch hier, jedoch fehlen anderweitige Zeichnungen. Die Haut ist farblos und enthält keulenförmig bis rundlich gestaltete Pseudorhabditen. Die kaffeebraunen, dütenförmigen Pigmentbecher der Augen (*au*) sind quer von innen nach außen gerichtet und fast doppelt soweit voneinander entfernt als von den Seitenrändern des Körpers. Reichliche Speicheldrüsen (*spd*) münden hinter dem Pharynx (*ph*) in den gelblichgrauen, an seinen Rändern unregelmäßig gelappten Darm (*da*), in welchem zahlreiche Nauplien enthalten waren. Die Hodenfollikel (*te*) sind hauptsächlich im Vorderkörper angehäuft und auch die beiden Keimstöcke (*ge*) liegen vor der Mitte der Körperlänge. Das männliche Copulationsorgan ist von einer verhältnismäßig enormen Größe, indem seine Länge 1/3 der Körperlänge beträgt. Die mächtige Samenblase (*vs*) empfängt an ihrem vorderen Ende in einem Punkte die beiden Spermazüge (*vs,*) und wird festgehalten, sowie offenbar auch vorgestoßen durch eine Anzahl von Muskeln (*mm*), welche vom Vorderende der Samenblase schirmartig nach hinten ziehen, um sich an der Leibeswand zu inserieren. Die distal der Samenblase folgende Kornsecretblase (*ks*) enthält zunächst einen Kranz längerer Stränge eines homogenen glänzen-

[1] Benannt zu Ehren meines lieben Kollegen und Arbeitsgenossen zu Woods Hole Prof. TH. H. MORGAN von der Columbia Universität.

den Secretes (ks_1). Hierauf folgt wie bei der vorher beschriebenen Art der Ductus ejaculatorius, dessen vorgestülpten Teil man als Penis (*pe*) anspricht, sowie die Penisscheide (*ps*). Die Geschlechtsöffnung liegt im Schwänzchen, nicht sehr weit von dessen Spitze entfernt. Das reife Spermium (Fig. 21), besteht aus einem 20 μ langen Mittelstück mit Mittelrippe und breiten seitlichen Säumen, einer feinen 16 μ langen vorderen Geißel und einem 40 μ messenden Schwanze.

Diese Art fand ich besonders im Eelpond von Woods Hole. Bei einem an Butlers point gefischten Exemplar war der Kopffleck aus einem braunvioletten und sehr derb gestalteten Reticulum gebildet, ähnlich jenem, welches *Plag. reticulatum* (O. Schm.) in meiner Abbildung (*14*, tab. XVII, fig. 1) aufweist.

Plagiostomum wilsoni[1] n. sp.

Taf. V, Fig. 14–19.

In der Größe — die geschlechtsreifen Exemplare messen 0,7—1,5 mm — den beiden vorher beschriebenen Arten gleichend, unterscheidet sie sich vor allem von ihnen durch die wohlausgebildete Ringfurche (Fig. 14—16 *w*). Der Körper des kriechenden Tieres (Fig. 14) ist schlanker als bei jenen und erreicht seine größte Breite am Anfang des letzten Drittels. Das kurze Schwänzchen ist unvermittelt vom Körper abgesetzt und auch bei stark gequetschten Tieren zu sehen, das Mündungsfeld der schwach bräunlichen Stirndrüsen (*std*) nach innen einziehbar. Die beiden schwarzbraunen, halbmond- oder kommaförmig gestalteten Augen (*au*) sind voneinander doppelt soweit entfernt als von den Seitenrändern des Körpers und einmal kam noch ein drittes medianes Auge (Fig. 14 au_1) zur Beobachtung. Der Pharynx (*ph*) ist klein, die Mundöffnung liegt hinter den Augen (Fig. 14) und wird bei Kontraktion (Fig. 15) bis hinter die Ringfurche verschoben. Die hell-ockergelbe Farbe wird durch kleine, krümelige, 2—4 μ messende Pseudorhabditen der Haut bedingt, der Darm (Fig. 16 *da*) hat eine grünlichgelbe Farbe. Die Geschlechtsöffnung (*gö*) ist nicht weit vom Hinterende entfernt. Die beiden Keimstöcke (*ge*) liegen vor der Mitte der Körperlänge, die mächtigen, unregelmäßig eingeschnittenen Dotterstöcke (*vi*) beginnen gleich hinter der Ringfurche und vereinigen sich hinten zu einem gemeinsamen Dottergang (*dg*).

Das männliche Copulationsorgan gleicht sehr jenem von *P. sulphureum* (*14*, tab. XVII, fig. 16 u. 17). Die Samenblase ist bald kugel-

[1] Benannt zu Ehren des mir am längsten befreundeten amerikanischen Kollegen, Professors E. B. Wilson von der Columbia Universität.

rund (Fig. 16 u. 17 *vs*), bald birnförmig (Fig. 15) und der Ductus ejaculatorius kann an seinem Anfange eine kleine Anschwellung (Fig. 17 *de,*) aufweisen. Der Penis (*pe*) ist ein kurzer Cylinder und im Innern von glänzenden Körnchen (»Chitinspitzen« s. BÖHMIG 2, pag. 368) besetzt. Die Penisscheide (*ps*) trägt an ihrer Mündung sechs cylindrische, 10—16 μ lange Papillen (*psp*) und zahlreiche Borsten, die meist viel länger sind als letztere (bis etwa 50 μ), aber in der Höhe der Basis der Papillen und nicht an ihrer Spitze entspringen. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 18), erweist sich jede Papille erfüllt von feinen Secretstäbchen. Die Spermien (Fig. 19) erinnern in ihrer Gestalt an jene von *P. sulphureum* (vgl. BÖHMIG 2, pag. 283).

P. wilsoni ist eine der häufigsten Arten bei Woods Hole, ich fand sie bei Grass Island und auf Ulven des Little Harbor.

Plagiostomum whitmani[1] n. sp.

Taf. V, Fig. 11—13.

Gehört zu jenen Arten der Gattung *Plagiostomum*, bei welchen der Pharynx $1/6$ oder mehr der Körperlänge ausmacht[2]. Hier erreicht er bei voller Streckung des 3 mm langen Tieres fast $1/3$ der Körperlänge (Fig. 10 *ph*) und besitzt einen deutlichen durch einen Belag mit feinkörnigen Zellen markierten Saum. Der Mund (*m*) liegt dicht hinter dem Vorderende, die beiden fast kugeligen, scharfbegrenzten schwarzen Augen finden sich unmittelbar vor dem ruhenden Pharynx und sind voneinander kaum merklich weiter entfernt als von den Seitenrändern des Körpers. Der schlanke Leib ist am Vorderende quer abgestutzt und nimmt ganz allmählich zu bis in das Ende des zweiten Drittels, um sich von da wieder ebenso gleichmäßig in die feine Schwanzspitze zu verschmälern. Der Pharynx zeigt deutliche Längsfalten seines Lumens und sein erstes Drittel dient als Greifwulst. Der Darmmund ist von einem mehrfachen Kranz kleiner feinkörniger Zellen umgeben, der Darm selbst ist dunkel ockergelb gefärbt. Im übrigen ist der Körper weiß, da weder ein Mesenchym- noch ein Hautpigment vorhanden ist. Die 6 μ hohe Hautschicht ist in ihrem oberflächlichen Teile ganz erfüllt von kleinen glänzenden Rhabditen von höchstens 4 μ Länge (Fig. 11), die nicht in Paketen, sondern einzeln dichtgedrängt angehäuft sind.

[1] Benannt zu Ehren des Begründers des Biological Laboratory Woods Hole, Prof. CH. O. WHITMAN, den daselbst noch vor seinem so frühen Tode persönlich kennen zu lernen ich das Glück hatte.

[2] *P. maculatum* (Graff) $1/6$ und mehr, *P. fabrei* (Fuhrm.) fast $1/5$, *P. reticulatum* (O. Schm.) $1/5$ und mehr, *P. lemani* (Pless.) $1/3$ und mehr.

Dotter- und Keimstöcke bieten nichts bemerkenswertes, dagegen ist das männliche Copulationsorgan auffallend gestaltet. Die Geschlechtsöffnung (Fig. 10) ist von der Schwanzspitze nur wenig weiter entfernt, als die Augen vom Vorderende und führt in einen, im kontrahierten Zustande birnförmigen Genitalkanal (*mgc*), in den von vorn her eine stumpfe Papille, der Penis (*pe*) hereinragt. Dieser setzt sich in einen kleinen kugeligen Bulbus (Fig. 12 *peb*) fort, von dem ein sehr langer, im Ruhezustande (Fig. 10 *de*) quergeringelter Ductus ejaculatorius zu der birnförmigen Samenblase (*vs*) zieht. Der von der Fortsetzung der Muscularis der Samenblase umschlossene Ductus ejaculatorius hängt im Ruhezustand (Fig. 10) mit seinem Ende frei in die Samenblase hinein und wird bei der Erection oder durch starken, auf die Samenblase ausgeübten Druck als langes cylindrisches Rohr zur Penisspitze ausgestülpt und vorgestoßen (Fig. 12 *de*). Die reifen Spermien (Fig. 13) sind 0,13 mm lang und jenen von *P. siphonophorum* (O. Schm.)[1] sehr ähnlich (vgl. Graff *14*, tab. XVII, fig. 27).

Von dieser Art sammelte ich auf den Ulven des Little Harbor von Woods Hole im ganzen zehn Exemplare.

Vorticeros auriculatum (Müll.).

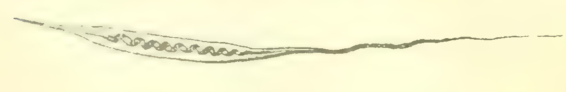
Ich habe als neuen Fundort Ancona zu verzeichnen.

Plicastoma bimaculatum (Graff).

Taf. V, Fig. 22, Textfig. 5 u. 6.

Da Micoletzky (*41*, pag. 10) die wahrscheinlich berechtigte Vermutung ausspricht, daß die von ihm in Barcola und Parenzo gefundene Art von meiner, bei Neapel gefundenen (*14*, pag. 395) und von Böhmig (*2*, pag. 396) histologisch untersuchten verschieden sein könnte, gebe ich hier die Notizen, welche ich im März 1889 in Neapel von dieser Art gemacht habe: Auge (Fig. 22) dreilappig, die Haut enthält zahlreiche einzeln zerstreute Stäbchen von 5—7, selten 10 μ Länge (Textfig. 5), der große Pharynx nimmt den ganzen Raum vor dem roten, aus reticulärem Pigment bestehenden Fleck bis zum Gehirn ein, die reifen

Textfig. 5. Rhabditen von *Plicastoma bimaculatum* (Graff)



Textfig. 6.
Reifes Spermium von *Plicastoma bimaculatum* (Graff).

[1] Die von Böhmig (*2*, pag. 379) unter diesem Namen beschriebene Art ist von der Schmidtschen verschieden, weshalb ich sie in den Bronn-Turbellarien (*22*) stets als *Plagiostomum chromogastrum* n. sp. angeführt habe.

Spermien (Textfig. 6) mit schmalen Säumen versehen, ihre Achse besteht aus einem, zahlreiche (10—12 doch auch bis 20) Spiraltouren bildenden Centralfaden. Auch von Lesina habe ich diese Art verzeichnet.

Familie **Pseudostomidae.**

(GRAFF *22*, pag. 2550).

Pseudostomum quadrioculatum (Leuck.).

Taf. V, Fig. 23.

Diese bestbekannte Art ihrer Gattung (s. *Cylindrostoma longifilum* JENSEN *29*, pag. 61; *C. quadrioculatum*, GRAFF *14*, pag. 440 und BÖHMIG *2*, pag. 457) ist weit verbreitet und ich habe sie seither bei Lesina, im Lago grande auf Meleda, bei Bergen und Alexandrowsk (hier massenhaft) gefunden. Die Form ihrer Augen variiert in auffallender Weise. Auf Lesina fand ich ein Exemplar, in welcher die vorderen runden und die hinteren halbmondförmigen Augen einander beiderseits bis zur Berührung genähert waren. Die in Fig. 23a und b abgebildeten Augenformen fanden sich bei in der Nähe der biologischen Station Alexandrowsk gefischten Exemplaren, die in Fig. 23c dargestellte Konfiguration bei solchen aus der Pala Gaba.

Pseudostomum klostermanni (Graff).

Diese von mir (*14*, pag. 413) beschriebene und von BÖHMIG (*2*, pag. 447) histologisch untersuchte Art fand ich seither im Hafen von Ancona und allerorts im Hafen von Sewastopol sowie am Strande vor dem St. Georgskloster daselbst.

Pseudostomum dubium n. sp.

Taf. V, Fig. 24 und 25.

In der Panajotbucht bei Sewastopol fand ich sehr häufig die in Fig. 24 abgebildete bis 1 mm lange Art. Obgleich ich keine Wimperringfurche und bloß zwei Augen an ihr konstatieren konnte, muß ich sie nach dem dermaligen Stande des Systems zum Genus *Pseudostomum* ziehen. Die Gestalt (Fig. 24) bietet nichts besonders bemerkenswertes. Eine Färbung wird bloß durch die gelben bis gelblichgrünen Körnchen des Darmes (*da*) hervorgebracht. Die farblose Haut enthält massenhafte Schleimstäbchen, die, von der Oberfläche betrachtet, eine helle Punktierung hervorbringen. Der Mund (*m*) liegt subterminal, der Pharynx (*ph*) hinter den Augen. Diese bestehen meist aus runden schwarzen Pigmenthäufchen und sind nur selten (Fig. 25) halbmondförmig; sie sind

voneinander ebenso weit wie von den Seitenrändern des Körpers entfernt. Es sind zwei stumpf gelappte Keimdotterstöcke vorhanden, die mit ihren hauptsächlich die Keimzellen (*ge*) enthaltenen Mittelpartien nach innen vorspringen. Die Hodenfollikel beginnen in Augenhöhe und bilden zu seiten des Darmes eine nahezu kompakte Masse (*te*). Die Spermazüge (*vs,*) münden zugleich mit großen Trauben von Körnerdrüsen (*kd*) in das blinde Ende der birnförmigen Samenblase (*vs*) des männlichen Copulationsorgans. Der Penis (*pe*) setzt sich in eine locker gefaltete Penisscheide (*ps*) und dann in den männlichen Genitalkanal fort. Die Geschlechtsöffnung (*gö*) liegt in der Basis des Schwanzes und ist von den radiären Ausführungsgängen der Atriumdrüsen umgeben.

Monophorum pleiocelis (Graff).

Fig. V, Taf. 26—28.

Bei Puerto Orotava fischte ich eine Alloeocoele, die vielleicht mit der genannten von mir nach LANGERHANS' Notizen beschriebenen Art (*14*, pag. 415) identisch ist. Das Tier war wenig über 1 mm lang, vorn abgerundet, hinten in ein mit Klebzellen besetztes Schwänzchen ausgezogen, mit gewölbtem Rücken und flachem Bauche (Fig. 26). In der Höhe des Vorderrandes des Gehirns liegt eine Wimperringfurche (Fig. 27 *w*). Das zweilappige Gehirn (*g*) trägt vier schwarze Augen, zwei kleinere vordere rundliche und zwei größere hintere halbmondförmige. Daneben fanden sich sowohl über dem Gehirn wie auch sonst im Mesenchym zerstreut, helle runde Kugeln mit kleinen dunklen Concrementen. Solche sind offenbar von LANGERHANS (in *14*, tab. XIX, fig. 8 *a*) für accessorische Augen gehalten worden [1]. Die Haut ist farblos und enthält reichliche Pseudorhabditen, dagegen ist der Darm schmutziggelb gefärbt. Der cylindrische und mit seiner Spitze nach hinten gerichtete Pharynx (Fig. 27 *ph*) gehört seinem größten Teile nach dem letzten Körperdrittel an und erinnert an den Pharynx plicatus der Monocelididae. Dahinter liegt ein birnförmiges Organ, wahrscheinlich der

[1] Daß es aber solche überzählige Häufchen des Augenpigmentes gibt, beweisen nicht bloß die »diffusen« Augen (*22*, pag. 2206), sondern auch eine von mir in der Panajotbucht von Sewastopol beobachtete, wahrscheinlich zu *Monoophorum* gehörige Alloeocoele (0,5 mm lang, farblos, mit nach hinten gerichtetem, vom Hinterende des zelligen Darmes entspringendem Pharynx, sowie einer Ringfurche), deren Gehirn mit den vier schwarzbraunen Augen und sechs überzähligen Pigmenthäufchen ich Taf. V, Fig. 29 abgebildet habe. Vgl. auch S. 76 sub *Plagiostomum wilsoni* und den Befund MICOLETZKYS (*41*, pag. 119 bei *Allostoma pallidum*).

Bulbus des männlichen Copulationsorgans. Die Spermien (Fig. 28) sind gesäumt und ihr Saum erstreckt sich auch auf den Schwanz.

Monoophorum triste n. sp.

Taf. V, Fig. 30—32.

Bei Woods Hole fand ich auf Grass Island und Butlers Point im ganzen drei Exemplare dieser Art. Das größte war 1 mm lang, sein Vorderende abgerundet, das Hinterende mit einem kurzen Schwänzchen versehen (Fig. 30). Pigmente fehlen, die 3 μ hohe farblose Hautschicht enthält rundliche Pseudorhabditen, deren jeder aus einem Häufchen glänzender Körnchen besteht (Fig. 31), und nur der mit schmutzigvioletten oder schwarzen Ballen erfüllte Darm (Fig. 30 *da*) gibt dem Körper seine Farbe. Im Quetschpräparat erkennt man die vier halbmondförmigen Augen in typischer Stellung. Das vordere kleinere Augenpaar erschien bei einem Individuum kugelrund. Zwischen dem vorderen und hinteren Augenpaare verläuft die Ringfurche (*w*). Der cylindrische, nach hinten gerichtete Pharynx (*ph*) gehört dem Beginn der zweiten Körperhälfte an. Die Hodenfollikel (*te*) sind in den Seiten der vorderen Körperhälfte dicht gehäuft. Die seicht eingeschnittenen Dotterstocksteile der beiden Germovitellarien reichen hinten soweit als der Darm und sind hinter dem Gehirn (*g*) durch eine Commissur (*vic*) miteinander verbunden, während sie in der Körpermitte ihre Keimstockteile (*ge*) gegen die Basis des Pharynx vorstrecken.

In der Einbuchtung des Darmhinterendes liegt das mit seiner Spitze nach vorn gerichtete männliche Copulationsorgan. Es besteht aus zwei kugeligen Blasen: einer distalen (*pe*), welche die Körnerdrüsen (*dr*) aufnimmt und von wurstförmigen Massen des Secretes derselben ausgekleidet ist, und einer kaum halb so großen proximalen Samenblase (*vs*), in deren blindes Ende die beiden Spermazüge (*vs,*) durch einen kurzen Ductus seminalis münden. Die Spermien (Fig. 32) sind 60 μ lange kräftige Stränge, die vorn mit einer kurzen scharfen Spitze versehen sind und nach hinten sich allmählich in den Schwanzteil ausziehen.

Familie **Allostomatidae.**

(Graff *22*, pag. 2551).

Enterostomum zooxanthella (Graff).

Taf. VI, Fig. 1—6.

Ich gebe hiermit die Abbildungen zu dieser, von mir schon 1886 (*15*, pag. 341) beschriebenen Art. Der Körper dieses nur 0,5 mm Länge

erreichenden Tieres ist in freier Bewegung vorn abgerundet und erreicht, sich allmählich ausbuchtend, seine größte Breite etwas vor der Mitte seiner Länge und verschmälert sich von da sachte zu dem vom Rest des Leibes nicht scharf abgesetzten Schwänzchen. Die Farbe ist schmutziggelb bis schwärzlich gelbbraun, je nach der Menge der sie bedingenden Elemente: der Zooxanthellen und des Mesenchympigmentes. Letzteres bildet ein Reticulum von sepiabraunen Körnchen, das sich besonders unter dem Hautmuskelschlauche anhäufen kann und dann eine, den Zwischenräumen zwischen den Längsmuskelfasern entsprechende Längsstreifung herstellt. Die Zooxanthellen sind 7—9 μ breit und finden sich in den Darmzellen zu 1—3 eingeschlossen, im ganzen zu vielen Hunderten bis bloß zu 50—60 in einem Exemplare. Ihre Form entspricht völlig den von O. und R. Hertwig (*26*, pag. 495ff.) aus Aktinien beschriebenen. Die dünne farblose Hautschicht enthält massenhafte stäbchenförmige Pseudorhabditen. Dem an Quetschpräparaten sehr deutlich hervortretenden Gehirn (Fig. 1 *g*) liegen vier schwarze Augen auf, deren halbmondförmige Gestalt, Größe und Stellung aus dieser Figur zu ersehen ist, welche zeigt, daß das vordere Paar nicht näher zusammengerückt ist als das um fast das doppelte größere hintere Paar. Im ungequetschten Tier sind die beiderseitigen Augen voneinander ebensoweit entfernt wie vom Seitenrande des Körpers. Modifikationen in der Form und etwas nähere Zusammenrückung des vorderen Augenpaares kommen ausnahmsweise vor (Fig. 4 und 5).

Von Nerven sind an Quetschpräparaten ein Paar vordere Nerven (*vn*), zwei Paar seitlich abgehende (lan_1 und lan_2), von denen das erste vielleicht den Dorsalnerven (s. *22*, pag. 2181) entspricht, und schließlich zwei Paar nach hinten abgehende, von welchen das innere schwächere und nicht weit zu verfolgende (*vln,*) wohl dem von Böhmig (*2*, pag. 364, tab. XX, fig. 9 *nII'*) bei *Plag. sulphureum* beschriebenen Nervenpaar entspricht, während das stärkere äußere (*vln*) die typischen ventralen Längsnerven darstellt. Es läßt sich bis in die Nähe des Pharynx verfolgen und ist halbwegs durch eine kräftige Querkommissur (*co*) verbunden.

Der Darm (*da*) zeigt vorn zwei Paar von lappigen Ausbuchtungen und hinten ein Paar solcher, die sich neben dem Pharynx bis hinter die Geschlechtsöffnung erstrecken. Der Mund liegt am Beginn des letzten Sechstels des Körpers, der vor ihm mit der Spitze nach hinten gerichtete Pharynx (*ph* — in Fig. 1 sehr stark kontrahiert —) hat im Ruhezustande fast $^1/_4$ der Körperlänge, kann aber, zum Mund vor-

gestreckt mehr als 1/3 der Körperlänge erreichen. Die Geschlechtsöffnung nimmt die Mitte zwischen Mund und Hinterende ein und dicht über ihr findet sich das, hier überaus kleine männliche Copulationsorgan (*pcb*). Dieses stellt einen kurzen Cylinder dar, der sich nach vorn etwas erweitert und auf seiner vorderen Fläche durch einen Ductus seminalis (Fig. 2 *ds*) in welchen die Vasa deferentia (*vd*) zusammenfließen, das Sperma, sowie aus zahlreichen im Umkreise des Ductus seminalis eintretende Drüsen das Kornsecret aufnimmt. Dieses bildet im proximalen Teile des Bulbus penis, vor und in der Umgebung der Samenblase (*vs*), einen Kranz von Secretsträngen (*vg*) und ebensolche (*se*) finden sich distal in der Umgebung des kugelig angeschwollenen und mit glänzenden Körnchen besetzten Ductus ejaculatorius (*de*). Die Hodenfollikel sind in zwei fast in der Höhe des Gehirns liegenden kompakten Massen (Fig. 1 *te*) vereint. Die reifen Spermien sind Stränge mit schmalen Säumen, an beiden Enden, aber vorn (Fig. 3) rascher als hinten zu feinen Spitzen ausgezogen; ihre Länge wurde zu 0,07 bis 0,1 mm, ihre größte Breite zu 1 μ gemessen.

Die Keimstöcke liegen als längliche Haufen (*ge*) an den Seiten des mittleren Körperdrittels, die beiden Dotterstöcke sind zu einem Netz verbunden, aus welchem jederseits vorn neben dem Gehirn und hinten neben dem Copulationsorgan ein Fortsatz sich erstreckt.

Ich fand dieses Tier massenhaft am Strande beim Franziskanerkonvent in Lesina, 3 Jahre später auch im Hafen von Lissa. Schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnte ich den auffallenden positiven Heliotropismus dieser Art sowie das Vorkommen eines, mehr als die Hälfte der Körperlänge seines Wirtes[1] messenden Trematoden im Mesenchym. Ich gebe jetzt in Fig. 6 eine Abbildung dieses letzteren.

Allostoma monotrochum Graff.

Taf. VI, Fig. 10 und 11.

Ich habe diese Art seither im Hafen von Triest, bei Lesina, Ancona und Sewastopol gefunden, an letzterem Orte im freien Wasser und im Mantelraum von *Mytilus* und gebe in Fig. 10 eine Abbildung des Pigmentbechers eines der beiden großen Augen sowie in Fig. 11 eine solche der Gestalt des ungequetschten Tieres mit Augen, Ringfurche (*w*) und Darm (*da*), dessen charakteristische Gestalt zuerst von R. von Ritter-Zahony (*47*) erkannt wurde. Die wichtige Arbeit des genannten For-

[1] In meiner vorläufigen Mitteilung (*15*, pag. 342) ist ein Druckfehler zu korrigieren: die Trematoden hatten, stark gequetscht und daher gestreckt, eine Länge von 0,3—0,34 (nicht 5,4) mm.

schers hat die Anatomie der in Rede stehenden Art klar gelegt und ich bedaure sehr, daß sie von mir nicht mehr in den BRONN-Turbellarien (*22*) gebührend verwertet werden konnte. Namentlich gilt dies von dem Nachweise, daß der Pharynx hier ein *Ph. plicatus* sei. Denn ich vermute das gleiche Verhalten bei der folgenden Art, sowie bei der weiter unten zu beschreibenden *Euxinia corniculata* und brauche nicht erst hervorzuheben, von welcher Bedeutung das häufigere Vorkommen dieses Pharynxtypus bei Alloeocoelen für die Beurteilung des Verwandtschaftsverhältnisses zwischen diesen und den Tricladen sein wird.

Allostoma austriacum (Graff).

Enterostoma austriacum Graff (*14*, pag. 403, tab. XIX, fig. 9—11).

Taf. VI, Fig. 7 und 8.

Diese von mir bei Triest entdeckte, von GAMBLE (*8*b, pag. 480) später in Plymouth und Port Erin wiedergefundene Art habe ich 1903 im etwa 10 m tiefen Sandgrunde vor dem St. Georgskloster bei Sewastopol gefunden und dort die beiden Figuren gezeichnet, welche Gestalt des kriechenden Tieres (Fig. 7, das Kopfende ist links) die Wimperringfurche (Fig. 8 *w*) den langen, völlig jenem der Tricladen gleichenden Pharynx (*ph*) mit seinen »Speicheldrüsen« (*spd*) und das Einmünden des männlichen Copulationsorgans (*pe*) in die Pharyngealtasche darstellen. Damit ist die Einreihung dieser Art in die Gattung *Allostoma* (*22*, pag. 2552) gegeben und sind zwei der von RITTER-ZÁHONY für *A. monotrochum* nachgewiesenen wichtigen Charaktere auch für eine weitere Art der Gattung sichergestellt. Die Wimperringfurche hat seither auch MICOLETZKY (*41*, pag. 11) bei dieser Art beschrieben. Der Darm war bei den Exemplaren von Sewastopol nicht schwarz, sondern tief blaugrün mit einzelnen dunkleren, ins schwärzliche gehenden Klumpen des Darminhaltes.

Allostoma (?) *calyx* n. sp.

Taf. VI, Fig. 9.

Am Strande bei Stamford, Conn., fand ich diese schlanke, 0,7 mm lange Art, deren Kopfteil durch die Ringfurche (*w*) scharf abgesetzt ist, während das Hinterende in ein zierliches Schwänzchen ausgeht. Von den vier schwarzen Augen sind die vorderen (au_1) halbmondförmig und viel näher zusammengerückt, während die hinteren (au_2) voneinander ebensoweit entfernt sind wie von den Seitenrändern des Körpers und die Gestalt von, mit ihrer Mündung nach vorn gerichteten Bechern besitzen. Der Darm reicht nicht weiter nach hinten als bei

A. austriacum und trägt wie bei dieser den Pharynx an seinem Hinterende. Er ist von Öltröpfchen und grauen Massen erfüllt, während der Körper sonst farblos und die Haut von Häufchen kleinerRhabditen durchsetzt ist. An der Stelle, wo bei der vorigen Art das Copulationsorgan liegt, fand sich auch hier ein rundliches Organ.

Euxinia corniculata nov. gen., n. sp.

Taf. VI, Fig. 12—17.

In dem oft genannten Sandgrunde vor dem St. Georgskloster bei Sewastopol fand sich auch die merkwürdige Art, welche nach der Form ihres Darmes zu den *Rhabdocoelida*, nach dem Bau ihres Pharynx und den folliculären Hoden zu den *Alloeocoela* gerechnet werden muß und die ich hier beschreibe, um andre Forscher zu veranlassen die Lücken auszufüllen, die meine Darstellung infolge des Materialmangels — mir standen bloß zwei Individuen zur Verfügung! — übrig läßt. Die Länge der Tiere betrug ungequetscht, während der lebhaften Kriechbewegung 0,5 und 0,64 mm. Das Vorderende (Fig. 14) ist quer abgestutzt und die Seiten gehen vom Vorderrande schief nach hinten und außen bis zur Ringfurche (*w*), welche die breitere der beiden parallelen Seiten des Trapezes bildet, als welches der Umriß dieses, das mächtige Gehirn (*g*) einschließenden Kopfabschnittes erscheint. Von der Ringfurche nimmt die Breite nur ganz allmählich und wenig zu bis zum dritten Viertel der Körperlänge, um dann ebenso sachte zum spitzen Hinterende zuzulaufen. Das ungequetschte kriechende Tier (Fig. 12 u. 13) ist fünfmal so lang als seine größte Breite ausmacht. Die strohgelbe Farbe (Fig. 12) wird hervorbracht durch eine hellgelbe Mesenchymflüssigkeit sowie Häufchen von intensiver gelben Körnchen (Fig. 14 im Vorderende eingezeichnet), die in den Mesenchymbalken eingelagert sind. Auf schwarzem Grunde heben sich Gehirn (Fig. 13, *g*), Wimperringfurche (*w*), Pharynx (*ph*), Samenblase (*vs*) und männliches Copulationsorgan (*pe*) sowie das Reusenorgan (*R*) weiß ab. Die Hautschicht ist am Vorderrande 4 μ, sonst bloß 2,4 μ dick, farblos und von stäbchenförmigen Pseudorhabditen durchsetzt. Augen fehlen und die Wimpern der Ringfurche (Fig. 17 *w*) sind mehrmals länger sowie auch kräftiger als die Cilien der übrigen Haut.

Der Darm (*da*) ist ein längsovaler weiter Sack mit glatter Wandung, vorn dicht hinter der Ringfurche beginnend, den Seitenrändern des Körpers genähert und ihnen parallel laufend und nur ein Stück des Hinterkörpers frei lassend, das kürzer ist als der Kopfteil. Der Pharynx ist ein Ph. plicatus, dessen Muskeln an der Basis in das Mesenchym

ausstrahlen. Im Ruhezustande (Fig. 13, *ph*) erscheint er als eine Ringfalte, die etwa an der Grenze zwischen dem dritten und vierten Fünftel der Körperlänge ihr Centrum hat, woselbst wahrscheinlich auch die Mundöffnung liegt. Das Quetschpräparat (Fig. 14, *ph*) lehrt jedoch, daß die Pharyngealtasche sich weiter nach hinten aussackt.

Ob hier eine oder zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden sind, kann ich nicht sagen. Die Hoden (*te*) sind follikulär und die Spermazüge vereinigen sich schließlich in einen kurzen Ductus seminalis, der in das vordere Ende der elliptischen Samenblase (*vs*) mündet. Das kanalartig verengte hintere, in das muskulöse Copulationsorgan mündende Ende der Samenblase ist umgeben von den Ausführungsgängen (*kd*) der Körnerdrüsen, deren Secret in der Vesicula granulorum (Fig. 15 *vg*) in gleichartigen feinkörnigen (Fig. 14 *ks*) oder (Fig. 15) in stark lichtbrechenden rundlichen oder elliptischen Schollen — eine besonders große (*seb*) lag im Anfangsteile des Ductus ejaculatorius — angehäuft ist. Während die Wandung der nach unsrer Nomenklatur (22, pag. 2221) als »äußere« zu bezeichnenden Samenblase (*vs*) nicht sehr dick ist — ist die Vesicula granulorum von einem muskulösen Penisbulbus umschlossen, an welchem namentlich die auf den Genitalkanal übergreifenden Ringmuskeln auffallen. Die Muscularis des Penisbulbus spaltet sich in eine äußere, die Wand des männlichen Genitalkanals (*mgc*) bildende und eine innere, das Copulationsorgan herstellende Lamelle. Das Copulationsorgan wird gebildet durch eine Ringfalte (Penisscheide *ps*) aus deren Grunde das Penisrohr (*pe*) entspringt. Letzteres ist ebenso wie die Innenwand der Penisscheide von einem Drüsenepithel ausgekleidet, dessen Zellen glänzende Secretkörnchen absondern. Das Penisrohr, welches in der Erection weit ausgestreckt werden kann (in Fig. 15 in der Richtung und bis zur Spitze der Pfeile) stülpt sich im Ruhezustande derart in sich selbst ein, daß innerhalb der Penisscheide eine zweite Ringfalte (Fig. 14 *pe*) erscheint und die Spitze (das freie Ende) des Penisrohres ($pe_{,}$) in die Vesicula granulorum hineinreicht.

Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen zunächst aus zwei Keimdotterstöcken (in Fig. 14 ist nur einer eingezeichnet), die mit ihren proximalen, stumpf gelappten Dotterstocksteilen dicht hinter der Ringfurche durch eine Quercommissur (*vic*) verbunden sind, während die distalen, als Keimstöcke (*ge*) dienenden Endanschwellungen in einen gemeinsamen Oviduct (*dg*) münden.

Als dem weiblichen Teile des Genitalapparates zugehörig betrachte ich das von mir als »Reusenorgan« bezeichnete keulenförmige Gebilde *R* der Fig. 14. Es ist der im Körper zuhinterst liegende Teil des

Geschlechtsapparates und besteht aus einem keulenförmigen, vorn blind endenden Sack, der durch quergestellte neun oder zehn (die Zahlen bei den beiden untersuchten Individuen) schüsselförmige Chitingebilde in einzelne Abteilungen geteilt erscheint. Jede dieser Chitinschüsseln besitzt in der Mitte ein Mundstück mit dicker Wandung und feinem Centralkanal (Fig. 16 *a*), von welchem nach außen und vorn eine tellerförmige Lamelle abgeht, deren Rand (*b*) fein aufgefasert ist. Diese Auffaserung wird erst durch Quetschung klar und ist vielleicht nichts anderes als der Ausdruck einer radiären Faltung. Der chitinisierte Teil (Fig. 15 *ch*) der Schüsseln geht in ein nicht chitinisiertes Gewebe ($ch_{,}$) über, das ich für kompakt halte und dem Matrixgewebe der chitinösen Bursamundstücke der *Acoela* vergleiche, wie ja überhaupt der Bau der Chitinteile des in Rede stehenden Organs an diese Bursamundstücke erinnert und sich von diesen im wesentlichen bloß dadurch unterscheidet, daß dort (vgl. 22, pag. 1961) die einzelnen Chitinschüsseln dicht aufeinanderliegen, einem »Stoß« von Schüsseln vergleichbar, während sie hier durch leere Zwischenräume voneinander getrennt sind. Der größte dieser Räume ist jener im blinden Ende (*spb*) des Reusenorgans und diesen fand ich mit Secretkörnern und Spermien erfüllt. Daß die übrigen Räume nicht ebenfalls solche enthielten, scheint mir für die Annahme zu sprechen, daß das periphere Fasergewebe kompakt sei. In diesem Falle wäre der Ein- und Austritt der Spermien und des Kornsekrets bloß durch die Centralkanäle der einzelnen Chitinschüsseln ermöglicht. Das ganze Organ scheint mir eine Bursa seminalis zu sein, die wie jene der *Acoela* (22, pag. 1960) bei der Copula Sperma und Kornsecret aufnimmt und in den Kammern aufbewahrt, um behufs der Befruchtung der eignen Eier mit einer durch den Bau des Organs ermöglichten Sparsamkeit die männlichen Stoffe in recht kleinen Portionen abzugeben. Das blinde Ende des Organs (s. Fig. 15) scheint durch Muskelfasern festgeheftet zu sein.

Wie oben erwähnt, habe ich keine Geschlechtsöffnung gesehen. Doch ist es nach der ganzen Konfiguration wahrscheinlich, daß der Oviduct (Fig. 14 *dg*) und das Reusenorgan (Bursa seminalis) einer, nahe dem Hinterende liegenden gemeinsamen Öffnung zustreben. Anderseits habe ich in beiden Exemplaren bei der Quetschung eine Abbiegung des distalen männlichen Genitalkanals nach vorn wahrgenommen, bei dem einen (Fig. 15) sogar Vorstreckungen des Penis in der Richtung der Pfeile, weshalb ich vermute, daß die männliche Geschlechtsöffnung von der weiblichen getrennt und vor ihr zu suchen sei.

Wenn sich meine Vermutung zweier getrennter Geschlechtsöffnungen

bewahrheiten sollte, müßte die beschriebene Art allen übrigen *Alloeocoela Holocoela* gegenübergestellt werden. Bis dahin kann die bisher noch nicht bekannte Kombination von Germovitellarien, Pharynx plicatus und Wimperringfurche genügen, um die generische Selbständigkeit zu sichern, während von den bis heute aufgestellten Familien mit Hinblick auf die Germovitellarien die Pseudostomidae in Betracht kommen.

Euxinia nov. gen.

Holocoela mit zwei Germovitellarien, einem mit der Spitze nach hinten gerichteten Pharynx plicatus und einer Wimperringfurche.

Familie Monocelididae.

(Graff *22*, pag. 2553).

Monocelis fusca Örst.

Taf. VI, Fig. 18.

Diese Art ist vom Weißen bis ins Schwarze Meer verbreitet und ihre Färbung variiert, wie bekannt (Graff *14*, pag. 421), ganz außerordentlich. Ich habe sie massenhaft in der Umgebung der Biologischen Station Alexandrowsk gefunden und von dort stammt auch das in Fig. 18 abgebildete Individuum mit dem doppelten Hinterende, deren jedes ein männliches Copulationsorgan (*pe*) besaß, wogegen die Bursa seminalis (*bs*) einfach war. In Pala Guba fanden sich rosarot gefärbte Exemplare.

Bei Bergen (Mölenpries, Strudshavn) ist sie auch sehr häufig und fanden sich daselbst 3 mm lange gänzlich pigmentlose Individuen.

In Woods Hole im Eel Pond und namentlich unter der Brücke des Ausflusses waren fast alle 2—3 mm langen Individuen rein weiß, unter den größeren etwa 5 mm langen waren die mit — namentlich in der Gegend vor dem Augenfleck angehäuftem — hellbraunem Pigment versehenen häufiger. Der Chitinpenis hatte die in meiner Monographie (*14*, tab. XX, fig. 11 *e*) gezeichnete Gestalt.

Monocelis lineata (Müll.).

Ich fand sie sehr häufig bei Bergen (Strudshavn und Robbenbassin der Biologischen Station), wo auch die ausgewachsenen, 5 mm langen Individuen fast ganz unpigmentiert waren.

Vor dem St. Georgskloster bei Sewastopol auf und unter im Sande

des Meeres liegenden Steinen ist diese Art massenhaft zu finden, das Augenpigment gelbbraun, der Körper ganz weiß oder mit rosarotem Pigment marmoriert.

Monocelis longiceps (Ant. Dug.).

Monotus bipunctatus Graff (*14*, pag. 421).

Diese, neuestens von MICOLETZKY (*41*, pag. 11) bei Triest wiedergefundene Art, habe ich im Laufe der letzten Jahre auch bei Ancona und im Sandgrunde vor dem St. Georgskloster bei Sewastopol konstatieren können.

Monocelis fasciata n. sp.

Taf. VI, Fig. 19 und 20.

In Orotava fand sich in den mit *Ulva intestinalis* bewachsenen Ebbetümpeln hinter dem Hotel Martianez diese Art. Sie wird bis 6 mm lang, ist weißrötlich gefärbt und außerordentlich lebhaft im Kriechen und Schwimmen, kann aber im Glasgefäße ohne Durchlüftung kaum 20 Minuten frisch erhalten werden, indem sie sich zu einem faltigen Krümelchen zusammenzieht und rasch abstirbt. Der Körper weicht in der Gestalt nicht von den übrigen Arten ab und besitzt wie diese ein spatelförmig verbreitertes, mit Klebzellen dicht besetztes Hinterende. Die Haut ist erfüllt von Pseudorhabditen und die dichtgedrängte Masse der Stirndrüsen (Fig. 19 *std*) im Vorderende des Körpers erscheint im auffallenden Lichte als ein reinweißer heller Fleck. Der rötliche Ton des Körpers wird durch eine periviszerale Flüssigkeit hervorgebracht, der Darm enthält meist rotbraune Kugeln. Am Beginn des dritten Viertels der Körperlänge liegt der Pharynx, an der Basis der Schwanzplatte das männliche Copulationsorgan, und in der Mitte zwischen beiden die, durch pulsierende Kontraktionen auffallende Bursa seminalis. Der in der Statocyste (*ot*) enthaltene Statolith ist verhältnismäßig klein und besitzt keine Nebensteinchen. Die zwei Augen (*au*) erscheinen als rotbraune, sternförmig verästelte Pigmenthaufen und ein ähnliches Pigment ist in kleineren Häufchen als Querband (*pi*) über den Körper verbreitet. Die Augen liegen in der Mitte, die Statocyste im hinteren Ende dieses Querbandes.

Das männliche Copulationsorgan (Fig. 20) ist von birnförmiger Gestalt und enthält einen kugeligen Spermienhaufen; seine im Quetschpräparate bald nach vorn bald nach hinten gerichtete Spitze besitzt keinerlei Chitinbewaffnung, sondern nur einen mehrreihigen Besatz von glänzenden Körnchen.

Monocelis wilhelmii n. sp.

Taf. VI, Fig. 21—25.

Meinem Arbeitsgenossen in Woods Hole, Herrn Dr. J. WILHELMI, verdanke ich dieses Tier, welches von ihm beim Tricladenfang mit toten Fischen im groben Sande von Red Ledge erbeutet wurde.

In der schlanken Gestalt an *Monocelis fusca* erinnernd, von Farbe schneeweiß mit hellgelblichem Darm (Fig. 21), besitzt die vorliegende Art einen einzigen quer vor der Statocyste liegenden Augenfleck von mattbrauner Farbe. Doch variiert die Form des Augenflecks durch die von ihm nach vorn und seitlich abgehenden Verästelungen (Fig. 21 u. 22) und einmal fand ich die in Fig. 24 dargestellte asymmetrische Form desselben, die auch dadurch, daß das Pigment von der Vorderwand der Statocyste an die Seite derselben herabrückt, von dem typischen Verhalten abweicht. Die Statocyste ist bis 36 μ, der kugelige Statolith (Fig. 22 *ot*) 12 μ breit und zu Seiten des Vorderrandes des letzteren liegen ihm zwei 4 μ breite Nebensteinchen ($ot_{,}$) auf. Diese sind (Fig. 23) kugelig aber mit gebuckelter Oberfläche versehen, eine Form, die bisher nicht beobachtet wurde [1].

Nicht minder eigentümlich ist bei dieser Art die Chitinbewaffnung des männlichen Copulationsorgans. Dieses ist eine kugelige muskulöse Blase (Fig. 25 *vs*), welche ebenso wie die Vasa deferentia (*vd*) von Cilien ausgekleidet ist, während ihre Mündung von einem Kranz kleiner mit ihrer Spitze etwas nach innen gekrümmter Chitinhäkchen (*ch*) besetzt ist. Die Zahl der Häkchen beträgt acht bis zehn, ihre Länge 4—5 μ.

Myrmeciplana elegans nov. gen., n. sp.

Taf. VI, Fig. 26—29.

Auch diese Form verdanke ich Herrn Dr. J. WILHELMI, der sie im groben Sande des Brackwassers bei Falmouth (nächst Woods Hole) fand. Ich konnte, schon mit Packen beschäftigt, die wenigen Exemplare leider nicht mehr so untersuchen, wie es wünschenswert gewesen wäre, hoffe aber, daß diese Publikation andre Zoologen veranlassen wird, dies zu tun.

Es handelt sich um etwa 4 mm lange Tiere, die äußerst lebhaft bewegliche, feine weiße Fädchen darstellen. Es fehlen sowohl Wimper-

[1] Ihr zunächst steht die Form der Nebensteinchen wie sie von ZACHARIAS für *Otomesostoma auditivum* (Pless.) (58, pag. 509, fig. 3a *Kr*. — s. auch GRAFF 22, pag. 2205, tab. XV, fig. 22 *b*) beschrieben wurde.

grübchen als Grübchenflecken, aber das vordere Ende (Fig. 26 *pa*) trägt zahlreiche etwa 20 μ lange Borstenbüschel, die sowohl auf dem Körper selbst, als auch auf der Endwarze und ihrem Sockel sitzen. Die Haut des ganzen Körpers enthält ovale, 4 μ lange Rhabditen (*rh*) in der Verteilung, wie ich sie hier eingezeichnet habe. Überdies sind Hautdrüsen mit (meist zwei) Schleimpfröpfchen (Fig. 29 *dr*) in der ganzen Region des Darmes verteilt, die aber vor dem Darme spärlich werden, so daß vor dem Gehirn (*g*) nur wenige zu finden sind. Augen fehlen und nur eine Statocyste ist im Gehirn eingebettet. Die Statocyste (Fig. 27) ist 20 μ, der Statolith (*ot*) 12 μ breit und letzterem liegen seitlich zwei Nebensteinchen (*ot*) auf, die ovale und dünne, äquatorial die Seiten des Statholiten umgreifende Platten zu sein scheinen, von denen bei der Betrachtung von oben nur die eine Hälfte zur Anschauung kommt. Der Pharynx (Fig. 26 *ph*) liegt horizontal und ist kürzer als bei *Monocelis*, er fällt in das vierte Fünftel der Körperlänge. Der präorale, vor dem Darmmund sich nach vorn erstreckende Abschnitt des Darmes (*da*) ist etwa doppelt so lang als der postorale und weist beiläufig 25 Paar von tief eingeschnittenen Divertikeln auf, wogegen postoral die Divertikel nur durch oberflächliche Einschnitte angedeutet sind. Kurz hinter dem Pharynx ist ein konischer, wie es scheint, chitinöser Penis (*pe*) angebracht und von diesem angefangen finden sich die, nach hinten immer dichter angehäuften, papillenförmig vorragenden Klebzellen (*cp*).

Fig. 28 zeigt, wie bei sehr starker Quetschung die Papillenbildung des Vorderendes verstreicht.

Myrmeciplana nov. gen.

Da die beschriebene Art in keiner der in meinem System aufgestellten Familien der *Crossocoela* (Graff 22, pag. 2552) eingereiht werden kann, da sie weder Wimpergrübchen oder Grübchenflecken noch auch eine Bursa seminalis zu besitzen scheint, so wird vielleicht eine neue Familie für sie gebildet werden müssen, wenn sie genauer untersucht sein wird. Einstweilen sei aber bloß eine Genusdiagnose aufgestellt.

Crossocoela mit einem horizontal liegenden, mit der Spitze nach hinten gerichteten Pharynx, ohne Bursa seminalis, ohne Wimpergrübchen oder Grübchenflecken, aber mit einem warzenartigen Tastapparate des Vorderendes.

Nordamerikanische Species dubiae der *Crossocoela*.

Monocelis spatulicauda Girard. Von C. Girard (*11*, pag. 4 und *12*, pag. 235) in der Bucht von Chelsea bei Boston, Mass. und von Verrill (*53*, pag. 132) vom Cap Elizabeth erwähnt.

Monocelis agilis n. sp. (non *M. agilis* M. Schultze, 1851), Leidy (*33*, pag. 143).

Nordamerikanische Species dubia, die in keine Unterordnung (*22*, pag. 2512) der »*Rhabdocoelida*« mit Sicherheit eingereiht werden kann.

Acmostomum crenulatum Schmarda. Von Schmarda (*48*, pag. 3) in brackischem Wasser von Hoboken, N. Y., gefunden, von Diesing (*6*, pag. 206) in sein Genus *Acelis*, von mir (*14*, pag. 364) als *Vortex* ?, von Duplessis (*7*, pag. 273) als *Monotus* ? angeführt.

Die nordamerikanische und die europäische Turbellarienfauna.

Meine Studien haben ergeben, daß »die nordamerikanische Turbellarienfauna nicht minder reichhaltig ist als die europäische, und daß daher die scheinbare Armut der U. S. A. an Turbellarien bloß darauf zurückzuführen ist, daß sich seit J. Silliman (*49*, 1884) in Amerika niemand mehr eingehender mit dieser Tiergruppe beschäftigt hat« (*24*, pag. 111). Denn es wird sich, was hier für die *Acoela*, *Rhabdocoela* und *Alloeocoela* gezeigt wurde, gewiß auch für die *Tricladida* und *Polycladida* herausstellen, sobald man die systematische Untersuchung auch dieser Gruppen in Amerika in Angriff nimmt. Während bisher (neben 14 unsicheren) bloß 24 sichere Arten aus den U. S. A. bekannt waren, habe ich 49 Arten soweit beschreiben können, daß sie wiedererkannt werden können, darunter 15 der schon vorher daselbst bekannten, so daß 34 für die U. S. A. neue Arten konstatiert wurden. Davon sind 27 Species und eine Subspecies für die Wissenschaft neu. Wie viel neues nicht bloß für die Systematik, sondern auch für die Anatomie zu erwarten wäre für einen Forscher, der einige Jahre seines Lebens dem Studium der amerikanischen Turbellarien widmete, geht daraus hervor, daß unter den verhältnismäßig wenigen Formen, die ich eingehender untersuchen konnte, sich Typen für vier neue Gattungen fanden.

Es sind jetzt im ganzen 58 (darunter 2 Subspecies) sichere Formen für die U. S. A. bekannt und zwar 4 *Acoela*, 45 (9 im salzigen, 36 im süßen Wasser lebende) *Rhabdocoela* und 9 *Alloeocoela*.

Von diesen kommen sowohl in Nordamerika als auch in Europa vor: 1 *Acoele*[1], 19 *Rhabdocoela* und zwar 4 marine [2] und 15 süßwasserbewohnende [3].

Die Turbellarienfauna Grönlands.

Ich hatte gehofft, durch meine Studien einen Beitrag zu der Frage der erdgeschichtlichen Beziehungen zwischen der nordamerikanischen und der europäischen Fauna, namentlich auch des Verhältnisses der beiderseitigen Faunen zu jener Grönlands beitragen zu können. Das Ergebnis meiner Untersuchungen kommt aber nach dieser Richtung kaum in Betracht — es muß vorher die Turbellarienfauna sowohl Nordamerikas als auch Grönlands noch genauer untersucht werden!

Von Grönland wissen wir zwar durch LEVINSEN (*36*), daß es eine außerordentlich reiche Fauna von Acoelen, Rhabdocoelen und Alloeocoelen besitzt. Der genannte Forscher zählt nicht weniger als 33 Arten (5 des süßen und 28 des salzigen Wassers) auf, von welcher aber mindestens fünf ebensowenig sicher stehen als die beiden neu aufgestellten Gattungen *Ulianinia* und *Graffia*. Nicht weniger als 21 Arten seiner Liste — alle 5 Süßwasserbewohner [4] und 16 marine [5] — kommen aber

[1] *Aphanostoma diversicolor* Örst.

[2] *Alaurina prolifera* W. Busch, *Astrotorhynchus bifidus* (M'Int.), *Promesostoma marmoratum* (M. Schultze), *Phonorhynchus helgolandicus* (Meczn.).

[3] *Catenula lemnae* Ant. Dug. (= *gracilis* Leidy); *Stenostomum leucops* (Ant. Ing.), *Stenostomum agile* (Sillim.), *Stenostomum coluber* Leydig; *Rhynchoscolex simplex* Leidy (= *vejdovskyi* Sekera); *Microstomum lineare* (Müll.); *Macrostomum appendiculatum* (O. Fabr.); *Prorhynchus stagnalis* M. Schultze; *Dalyellia armigera* (O. Schm.), *Dalyellia viridis* (G. Shaw); *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.); *Typhloplana viridata* (Abildg.); *Castrada hofmanni* (M. Braun); *Mesostoma ehrenbergii* (Focke); *Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg.

[4] *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.), *Typhloplana viridata* (Abildg.), *Bothromesostoma personatum* (O. Schm.), *Dalyellia picta* (O. Schm.), *Jensenia* (*Castrella*) *truncata* (Abildg.).

[5] *Proporus cyclops* (O. Schm.), *Amphiscolops virescens* (Örst.), *Microstomum groenlandicum* (Levins.), *Promesostoma marmoratum* (M. Schultze), *Astrotorhynchus bifidus* (M'Int.), *Provortex balticus* (M. Schultze), *Jensenia angulata* (Jens.), *Polycystis crocea* (O. Fabr.), *Polycystis groenlandica* (Levins.), *Phonorhynchus helgolandicus* (Meczn.), *Plagiostomum caudatum* (Levins.), *Monoophorum elongatum* (Levins.), *Enterostomum flavibacillum* (Jens.), *Monocelis alba* (Levins.), *Monocelis hirudo* (Levins.), *Monocelis lineata* (Müll.).

auch in Europa vor, und von diesen sind vier [1] in den vorangehenden Zeilen als auch in den U. S. A. beheimatet angeführt worden.

Graz, 15. April 1911.

Literaturverzeichnis.

1. C. Graf Attems, Beitrag zur Kenntnis der rhabdocoelen Turbellarien Helgolands. Wiss. Meeresunters., herausg. v. d. Kommission z. Unters. d. deutschen Meere in Kiel und d. Biol. Anstalt auf Helgoland. N. F. Bd. II. Hft. 1. Kiel u. Leipzig 1897. pag. 219, tab. II.
2. L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. Diese Zeitschr. Bd. LI. Leipzig 1890. pag. 167—479, tab. XII—XXI und 21 Textfig.
3. K. Brandt, Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 2. Artikel. Mitteil. Zool. Station Neapel. IV. Bd. Leipzig 1883.
4. E. Bresslau, Eine neue Art der marinen Turbellariengattung Polycystis (Macrorhynchus) aus dem Süßwasser. Zool. Anz. Bd. XXX. Leipzig 1906, pag. 415—422 mit 5 Textfig.
5. C. M. Child, Studies on Regulation. I. Fission and Regulation in Stenostoma. Part I and II. Arch. f. Entwicklungsmech. XV. Bd. Leipzig 1902. pag, 187—237, tab. V. Part III. pag. 355—422, tab. VI und VII.
6. K. M. Diesing, Revision der Turbellarien. Abteilung: Rhabdocoelen. Sitzungsber. math.-naturw. Cl. Akad. d. wiss. zu Wien. XLV. Bd., I. Abt., Jahrg. 1861 (Wien 1862). pag. 206.
7. G. Duplessis, Étude sur les Monotides d'eau douce considérés comme les survivants d'une ancienne faune marine. Bull. soc. vaud. sc. nat. Tom. XXI. Lausanne 1886.

7a. J. W. Fewkes, Occurrence of Alaurina in New England Waters. The American Naturalist. Vol. XVII. Philadelphia 1883. pag. 426, 668—669, mit 4 Textfig.

8. O. Fuhrmann, Nouveaux Rhabdocoelides marins de la baie de Concarneau. Arch. d'Anat. microsc. t. I. fasc. IV. Paris 1898. pag. 458—480, tab. XX.

8a. — Note sur les Turbellariés des environs de Genève. Revue Suisse de Zoologie. Tom. VII. fasc. 3. Genève 1900. pag. 717—731, tab. XXIII.

8b. F. W. Gamble, Contributions to a knowledge of British Marine Turbellaria. The Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXXIV, N. S. London 1893. pag. 433—528, tab. XXXIX—XLI.

9. E. G. Gardiner, Early Development of Polychoerus caudatus Mark. Journ. of Morphology. Tom. XI. Boston 1895. pag. 155—176, tab. X—XI.

[1] *Promesostoma marmoratum* (M. Schultze), *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.), *Typhloplana viridata* (Abildg.), *Phonorhynchus helgolandicus* (Meczn.).

10. E. G. Gardiner. The growth of the ovum, formation of the polar bodies, and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. of Morphology. Tom. XV. Boston 1898. pag. 73—103, tab. IX—XII.

11. Ch. Girard, Die Planarien und Nemertinen Nordamerikas. Keller und Tiedemanns Nordamerikanische Monatsberichte für Natur- und Heilkunde. II. Bd. Philadelphia 1851.

12. — Recherches sur les Planaries et les Némertiens de l'Amerique du Nord. Ann. sc. nat. 7. sér. Zoologie. Tom. XV. 1893. Paris 1894. pag. 145—310, tab. III—VI.

13. L. von Graff, Zur Kenntnis der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. Leipzig 1874. pag. 123—160, tab. XIV—XIX.

14. — Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882. Ein Band Text mit XII und 442 S., 12 Textfig. und einem Atlas von 20 Tafeln.

15. — Turbellarien von Lesina. Zool. Anz. IX. Jahrg. Leipzig 1886. pag. 338 bis 342.

16. — Die Organisation der Acoela. Leipzig 1891. 90 pag. mit 10 Taf. und 3 Textfig.

17. — Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899. Ein Band Text mit XIV und 574 S., 1 Titelbild, 90 Textfiguren und einem Atlas von 58 Taf.

18. — Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903. VI und 66 S. mit 1 Textfig. und 3 Taf.

19. — Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. I. Einleitung und Acoela. Diese Zeitschrift. LXXVIII. Bd. Leipzig 1904. pag. 190 bis 244, tab. XI—XIII.

20. — Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. II. Rhabdocoela. Diese Zeitschr. LXXXIII. Bd. Leipzig 1905. pag. 68—148, tab. II bis VI.

21. L. v. Graff, Das Tierreich. 23. Lieferung. Turbellaria. I. Acoela. Berlin 1905. 35 pag.

22. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. IV. Bd. Würmer: Vermes. Abt. I. c: Turbellaria. I. Acoela und Rhabdocoelida. Leipzig 1904—1908.

23. — Vergleichung der nordamerikanischen und europäischen Turbellarienfauna. Advance print from the Proceedings of The Seventh International Zoological Congress Boston Meeting, August 19.—24., 1907. Cambridge, Mass., 1910. 5 pag.

24. — Vorläufiger Bericht über seine mit Unterstützung der Kais. Akademie ausgeführten Studien über die nordamerikanischen Turbellarien. I. Acoela. Anzeiger math.-naturw. Kl. Jahrg. 1911. Nr. VII. Wien 1911. pag. 111—113.

24a. — Vorläufiger Bericht über seine mit Unterstützung der kaiserl. Akademie ausgeführten Studien über die nordamerikanischen Turbellarien. II. Rhabdocoela und III. Alloeocoela. Ebendaselbst. Nr. XI. Wien 1911.

24b. P. Hallez, Observations sur le Prostomum lineare (Oersted). Arch. de Zoologie. Exp. et Gen. Vol. II. Paris 1879. pag. 559—585, tab. XX—XXII.

25. P. Hallez, Catalogue des Rhabdocoelides, Triclades et Polyclades du Nord de la France. 2e Edition augmentée et entièrement remaniée. Lille 1894. 239 pag., 2 tab., 24 textfig.

26. O. und R. Hertwig, Die Aktinien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XIII. Bd. Jena 1879.

27. Nils von Hofsten, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Diese Zeitschr., Bd. LXXXV. Leipzig 1907. pag. 391—654 mit tab. XXII—XXVII und 8 Textfig.

28. — Zur Synonymik und systematischen Stellung von Castrella truncata (Abildg.) Zool. Anz. Bd. XXXV. Leipzig 1910. pag. 652—669 und 12 Textfig.

29. O. S. Jensen, Turbellaria ad litora Norvegiae occidentalia. Turbellarier ved Norges vestkyst. Bergen 1878. 97 pag. und 8 tab.

30. A. Lang, Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel u. d. a. M. herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. XI. Monographie. Leipzig 1884. X und 688 S. Text mit 54 Textfig. und 39 Tafeln.

31. J. Leidy, Planaria maculata nov. sp. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Tom. III. Philadelphia 1847. pag. 251—252.

32. — Description of new genera of Vermes. Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia. Vol. V. 1850—1851. pag. 125—126.

32a. — Contributions to Helminthology. Nr. 4. Ebendaselbst. pag. 349—350.

33. — Contributions towards a knowledge of the Marine Invertebrate Fauna of the coast of Rhode Island and New Yersey. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. New Ser. Vol. III. 1855.

34. F. Leydig, Zoologisches. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin, herausg. v. Joh. Müller. Jahrg. 1854, pag. 284—287, tab. XI, fig. 2.

35. R. Leuckart, Bericht über die Leistungen in d. Naturgeschichte d. niederen Tiere während d. Jahres 1848—1853. Archiv f. Naturgeschichte, herausg. von F. H. Troschel. XX. Jahrg., 2. Bd. Berlin 1854, pag. 350.

36. G. M. R. Levinsen, Bidrag til kundskab om Grönlands Turbellarie-Fauna. Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. i Kjöbenhavn 1879—1880. pag. 165 bis 204, tab. III.

37. E. Linton, On a new Rhabdocoele Commensal with Modiolus plicatulus. The Journal of Experimental Zoology. Vol. IX. Nr. 2. Baltimore 1910. pag. 372—384. tab. I—IV.

38. L. Löhner, Untersuchungen über Polychoerus caudatus Mark. Diese Zeitschr. XCV. Bd., 3. Hft. Leipzig 1910. pag. 451—506 mit tab. XV bis XVII und 1 Textfigur.

38a. L. Löhner und H. Micoletzky, Convoluta pelagica n. sp. und Monochoerus illardatus n. g. n. sp., zwei neue Plankton-Acoela der Adria. Zool. Anz. XXXVII. Jahrg. Leipzig 1911. pag. 481—486 mit 3 Textfig.

39. A. Luther, Die Eumesostominen. Diese Zeitschr. Tom. LXXVII. Leipzig 1904. pag. 1—273, tab. I—IX mit 16 Textfig.

40. E. L. Mark, Polychoerus caudatus nov. gen., nov. sp. Festschrift zum 70. Geburtstage R. Leuckarts. Leipzig 1892. pag. 298—309. tab. XXXI.

41. H. MICOLETZKY, Die Turbellarienfauna des Golfes von Triest. Arbeiten a. d. Zoolog. Instituten Wien und der Zool. Station Triest. T. XVIII. Wien 1910. 16 pag.

42. J. P. MOORE, Hermaphroditism of Prorhynchus. A preliminary Note. Zoolog. Anz. XVIII. Jahrg. Leipzig 1895. pag. 63—65 mit 2 Textfig.

43. H. N. OTT, A study of Stenostoma leucops O. Schm. Journal of Morphology. Tom. VII. Boston 1892. pag. 263—304, tab. XIV—XVII.

44. A. S. PACKARD, jr. A. Cave Inhabiting Flat-Worm. The Amer. Naturalist. Philadelphia 1883. pag. 89—90.

45. — The Cave Fauna of North America, with Remarks on the Anatomy of the Brain and origin of the Blind Species. Mem. National Acad. Sc. Washington. Tom. IV. Washington 1888. pag. 27, fig. 5.

46. R. Pearl, The Movements and Reactions of Freshwater Planarians: a Study in Animal Behaviour. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. XLVI. London 1903. pag. 509—714 mit 49 fig.

47. R. VON RITTER-ZÁHONY, Beitrag zur Anatomie von Allostoma monotrochum Graff. Mitteilungen des Naturwiss. Vereines für Steiermark. Jahrg. 1907. Graz 1908. pag. 147—155 mit 1 Taf.

48. L. K. SCHMARDA, Neue wirbellose Tiere, beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde 1853—1857. I. Band. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. 1. Hälfte. Leipzig 1859.

*48*a. E. SEKERA, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserturbellarien. II—IV. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Jahrg. 1888. Prag 1889. pag. 324—348. tab. II, fig. 12—16.

49. W. A. SILLIMAN, Beobachtungen über die Süßwasserturbellarien Nordamerikas. Diese Zeitschr. XLI. Bd. Leipzig 1884. pag. 48—78, tab. III bis IV.

50. W. ULJANIN, Turbellarien der Bucht von Sewastopol. Arbeiten d. II. Versammlung russ. Naturforscher zu Moskau 1869. Tom. II. Abt. f. Zoologie, Anatomie und Physiologie. Moskau 1870. 96 pag. u. 7 tab. (Russisch.)

51. A. E. VERRILL, Results of recent Dredging Expeditions on the coast of New England. Amer. Journ. of Science and Arts. Ser. 3. Vol. VII. New Haven 1874.

52. A. E. VERRILL, Preliminary Check-List of the Marine Invertebrata of the Atlantic Coast, from Cape Cod to the Golf of St. Lawrence. [Prepared for the United States Commission of Fish and Fisheries.] Authors Edition. June 1879. New Haven 1879. pag. 13.

53. — Marine Planarians of New England. Trans. Connecticut Acad. T. VIII. New Haven 1893. pag. 127 (507)—134 (514), tab. XLI, fig. 11, 11a, tab. XLII, fig. 8—10a.

54. H. B. WARD in WOODWORTH *55* u. *56*.

55. W. Mc'M. WOODWOORTH, Report on the Turbellaria collected by the Michigan State Fish Commission during the summers of 1893 and 1894. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXIX, Nr. 6. Cambridge 1896. pag. 239—243 mit 1 tab.

56. — Preliminary Report on collections of Turbellaria from Lake St. Clair and Charlevoix, Michigan. Michigan Fish Commission. Bulletin Nr. 6. Lansing 1896. pag. 94—95.

57. W. Mc'M. Woodworth, Contributions to the Morphology of the Turbellaria. II. On some Turbellaria from Illinois. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. XXXI. Nr. 1. Cambridge (Mass.) 1897. 16 pag., 1 tab.
58. O. Zacharias, Studien über die Fauna des Großen und Kleinen Teiches im Riesengebirge. Diese Zeitschrift. XLI. Bd. Leipzig 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Anaperus gardineri nov. gen., n. sp.

In Fig. 1—13 sind die Stäbchendrüsen durchwegs hellblau getont. Behandlung der Objekte: Sublimat, dann Alkohol und Hämotoxylin-Eosintinktion. Mit der Camera gezeichnet und zwar Fig. 1—13 etwa 118 ×, Fig. 14 etwa 265 × vergr. Schnittdicke 5 μ. Die Querschnittserie bestand aus 492 Schnitten und entspricht Fig. 1 dem 7., Fig. 2 dem 32., Fig. 3 dem 77., Fig. 4 dem 108., Fig. 5 dem 229., Fig. 6 dem 289., Fig. 7 dem 336., Fig. 8 dem 376., Fig. 9 dem 385., Fig. 10 dem 390., Fig. 11 dem 403., Fig. 12 dem 428., Schnitt. Fig. 13 ist aus den Schnitten 441—447, Fig. 14 aus den Schnitten 450—455 kombiniert.

Buchstabenbezeichnung zu Fig. 1—14. *ga*, Atrium genitale; *agd*, Drüsen derselben; *agz*, vergrößerte Zelle desselben; *chm*, querdurchschnittene Chitinmundstücke; *chm,*, ein solches längsdurchschnitten; *ci*, ventrale Cilien; *ci,*, längere Cilien der Mittellinie des Bauches; *cp*, Platten und *cp,*, Bälkchen des Centralparenchyms; *do*, Dotterkugeln; *ep* und *ep,*, eingesenkte Epithelzellen der Haut; *epp*, Epithelialplattenschicht; *E*, Eier; *F*, Fraßobjekt (eine acoele Turbellarie); *ge*, Gehirn, *gö*, Geschlechtsöffnung; *gz*, Ganglienzellen; *hm*, Hautmuskelschlauch; *kz*, Eizellen; *lm*, dorsale und *lm,*, ventrale Längsfaserbündel des Hautmuskelschlauches; *m*, Mundöffnung; *ma*, Matrixzellen der Chitinmundstücke; *mm*, dorsoventrale Muskeln; *n*, Nerven; *nz* und *nz,*, Nährzellen der Eier; *ov*, beiderseitiges Lager von indifferenten Ovarialzellen; *p*, Parenchym; *pe*, Penis; *ped*, Drüsen desselben; *pp*, peripheres Parenchym; *ro*, chitinöse Reizorgane; *rod*, Drüsen und *rom*, Mündung derselben; *sc* und *sc,*, Spermatocyten; *sd*, Stirndrüsen; *sp*, Spermatiden; *spb*, kompakte Spermienballen; *spb,*, ein solcher mit seiner dem Chitinmundstück anhaftenden Verlängerung; *sph*, lockere Spermienhaufen; *st*, Statocyste; *te*, Hodenzelle (Spermatogonie); *te,*, Hodenfollikel in verschiedenen Entwicklungsstadien; *v*, Vacuolen des Parenchyms; *vs*, Wandung (Epithelialplasma) der Samenblase; *vse*, die zugehörigen eingesenkten Epithelzellen; *V*, Nahrungsvacuole; *z*, freie Zellen des Parenchyms; *Z*, Freßzellen.

Tafel II.

Fig. 1—4. *Anaperus gardineri* nov. gen., n. sp.

Fig. 1. Ein ausgewachsenes Tier in voller Geschlechtsreife, $5^1/_2$ × vergr.

Fig. 2. Ein jüngeres Tier, 8 × vergr.

Fig. 3. Übersicht der Organisation, kombiniert aus Quetschpräparaten und Schnittserien. Hoden, Cilien und Rhabditen weggelassen, die gelben Pigmentstäbchen nur im Vorderkörper eingetragen. 76 × vergr.

ag, Atrium genitale; *ag,*, hinteres Blindsäckchen desselben; *chm*, Chitinmundstücke mit den anhängenden Spermaballen; *E*, reife Eier; *gc*, weiblicher Genitalkanal, vorn offen endend; *gö*, äußere Geschlechtsöffnung; *m*, Mundöffnung; *ov*, Vorderende der Ovarien; *pe*, Penis; *ps*, in Längsreihen geordnete Häufchen von gelben Pigmentstäbchen; *ro*, auf der Bauchfläche mündende Reizorgane mit ihrem Drüsenbüschel (vgl. Taf. I, Fig. 12 *rom*); *ro,*, Reizorgane des weiblichen Genitalkanals; *ro,,*, solche des Atrium genitale und *ro,,,*, solche des hinteren Atriumblindsackes; *sd*, Stirndrüsen; *sdm*, Mündungsfeld derselben; *spb*, birnförmige Spermaballen der Chitinmundstücke; *spm*, Spermazüge; *st*, Statocyste; *vs*, Samenblase; *vs,*, Spermamassen (sog. falsche Samenblasen).

Fig. 4. Chitinmundstück mit Spermabirne aus einem Sagittalschnitt, etwa 400× vergr.

ch, Chitinmundstück; *h*, Parenchymhülle; *ma*, Matrix des Chitinmundstückes; *ö*, Mündung des letzteren; *spb*, Spermaballen.

Fig. 5—12. *Childia spinosa* nov. gen., n. sp.

Fig. 5. Ein nur wenig gequetschtes Exemplar, etwa 76× vergr., Cilien weggelassen.

c, Eikanal; *chp*, Chitinstachel des Penis; *gh*, Geißelhaare; *pi*, Öltropfen des centralen Parenchyms; *pz*, Pigmentzellen des Parenchyms; *sp*, Spermazug; *te*, Hodenfollikel; *vs*, Samenblase. Übrige Buchstaben wie in Fig. 3.

Fig. 6. Der eingebuchtete Vorderrand.

Fig. 7. Das schwimmende Tier mit bauchseits eingeschlagenen Seitenteilen, etwa 24× vergr.

Fig. 8 u. 9. Der Chitinstachel des Penis (*ch*) mit den verstärkten Längsstreifen (*ch,*) und der Mündung (*).

Fig. 10—12. Hinterende in verschiedenen Zuständen mit der Geschlechtsöffnung, dem Atrium genitale (*ag*), den in diesen mit je einer Papille (*pp*) vorgewölbten (Fig. 10 u. 11) oder zur Geschlechtsöffnung vorragenden (Fig. 12) Spitzen des Penis (*pe*) und dessen Chitinstachel (*chp*). In Fig. 12 ist in dem distalen Ende der Penispapille ein Klümpchen Sperma (*sp*) enthalten.

Fig. 13—16. *Stenostomum grande* (Child).

Fig. 13. Vorderende mit Darm (*da*), Pharynx (*ph*), schüsselförmigen Organen (*so*) und Wimpergrübchen (*wgr*).

Fig. 14. Hinterende mit Darm und Excretionsöffnung (*eö*).

Fig. 15. Darmzelle.

Fig. 16. Haut mit Rhabditenbesatz und Pigment (nach einem Quetschpräparate).

Fig. 17—19. *Stenostomum agile* (Sillim.).

Fig. 17. Das ausgestreckte Vorderende mit Excretionsschlinge (*esch*), Gehirn (*g*) und Linsenorganen (*lo*); übrige Bezeichnung wie in Fig. 13.

Fig. 18. Rhabditen der Haut.

Fig. 19. Linsenorgane. *A*, Ein solches mit Blasenwand und deren Stäbchenkranz (*a*), der glatten Linse (*b*) und dem in einer Vertiefung der Linse liegenden Kügelchen (*c*). *B*, Eine fein gekörnelte Linse.

Fig. 20—23. *Stenostomum tenuicauda* n. sp.

Fig. 20. Eine ungequetschte Kette von vier Zooiden fast 60× vergr. Die

feinen Rhabditen (*rh*) sind nur an einem Stücke eingezeichnet. *dd*, Darmdrüsen; *eö*, Excretionsöffnung; *ph*, Pharynx; *s*, Schwanzanhang.

Fig. 21. Rhabditen der Haut.

Fig. 22. Die beiden schüsselförmigen Organe.

Fig. 23. Endstamm des Excretionssystems, stärker vergrößert.

Fig. 24—27. *Microstomum davenporti* n. sp.

Fig. 24. Eine schwachgequetschte Kette von vier Zooiden, etwa 80× vergr. mit den Rhabditendrüsen (*rhz*) und Stäbchenstraßen (*st*) des Vorder-, und den Haftpapillen (*hp*) des Hinterendes.

Fig. 25. Das Hinterende als Schwanzplatte (*cp*) bei der Festheftung abgesetzt.

Fig. 26. Verschiedene Formen (*a*—*f*) der Haftpapillen.

Fig. 27. Form der adenalen Rhabditen.

Fig. 28—30. *Macrostomum sensitivum* (Sillim.).

Fig. 28. Das männliche Copulationsorgan stark gequetscht und

Fig. 29. in ungequetschtem Zustande, mit Samenblase (*vs*) und Secretblase (*vg*) sowie Chitinrohr (*ch*).

Fig. 30. Stärker vergrößerte Spitze eines Chitinrohres.

Fig. 31—42. *Dalyellia dodgei* n. sp.

Buchstabenerklärung zu den Fig. 31—42: *bc*, Begattungstasche; *bst*, Stiel derselben; *ch*, Chitinteile des männlichen Copulationsorgans; *hp*, Schwanzpapillen; *da*, Darm; *E*, Ei; *g*, Gehirn; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *gp*, Greifpapillen des Pharynx; *gw*, Greifwulst desselben; *kd*, Körnerdrüsen; *ks*, Kornsecret; *m*, Mund; *mgc*, männlicher Genitalkanal; *ph*, Pharynx; *pe*, Penis;; *pi*, Mesenchympigment; *ql*, quere Chitinplatte; *ql,*, Fortsatz derselben; *rs*, Receptaculum seminis; *s*, Stacheln; *s,*, besonders lange Stacheln; *sp*, Sperma; *sph*, Spermatophore; *spd*, Speicheldrüsen; *sr*, Reihe feinster Stacheln; *st*, großer Hohlstachel; *te*, Hoden; *u*, Eihälter; *vi*, Dotterstöcke; *vs*, Samenblase; *vs,*, falsche Samenblasen.

Fig. 31. Das Tier sehr schwach gequetscht, etwa 92× vergr. Von der Bauchseite betrachtet.

Fig. 32. Rhabditenverteilung in der Haut.

Fig. 33. Hinterende eines in der Seitenlage gequetschten Tieres, links vom Darm das männliche Copulationsorgan, rechts die Begattungstasche und der Keimstock.

Fig. 34. Idealer Längsschnitt durch den Pharynx bei Vorstreckung der Greifpapillen (*gp*).

Fig. 35. Das männliche Copulationsorgan stark gequetscht.

Fig. 36. Chitinteile eines andern Individuums.

Fig. 37. Die gewöhnliche Form des großen Hohlstachels.

Fig. 38. Begattungstasche aus einem wenig gequetschten Tiere.

Fig. 39. Begattungstasche stark gequetscht.

Fig. 40. Spermatophore mit anhängendem Tropfen Kornsecret.

Fig. 41. Fertige Spermatophoren.

Fig. 42. Eine andre Form des Eies.

Tafel III.

Fig. 1—3. *Dalyellia inermis* n. sp.

Fig. 1. Das Tier schwach gequetscht und von der Bauchseite betrachtet,

113× vergr. *au*, Augen; *co*, männliches Copulationsorgan; *da*, Darm; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *m*, Mund; *ph*, Pharynx; *te*, Hoden; *vi*, Dotterstock.

Fig. 2. Hinterende während der Festheftung.

Fig. 3. Das männliche Copulationsorgan stärker vergrößert. *ch*, Chitinrohr; *ks*, Kornsecret; *vs*, Samenblase.

Fig. 4. *Dalyellia rochesteriana* n. sp.

Fig. 4. Das männliche Copulationsorgan. Bezeichnung wie in Fig. 3.

Fig. 5—8. *Dalyellia eastmani* n. sp.

Fig. 5. Das ungequetschte Tier von der Bauchseite betrachtet, 150× vergr. *bc*, Bursa copulatrix; *bc*,, Anhang derselben mit Nebenblasen; *ch*, Chitinteil des männlichen Copulationsorgans; *da*, Darm; *E*, Ei; *g*, Gehirn; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *m*, Mund; *ph*, Pharynx; *rs*, Receptaculum seminis; *te*, Vorderende des Hodens; *vi*, Dotterstock; *vs*, Samenblase.

Fig. 6. Pigmentzellen des Mesenchyms.

Fig. 7. Copulationsapparat. *ag*, Atrium commune; *bc*, Bursa copulatrix; *bc*,, Blindsack der letzteren; *bc*,,, Mündung des Blindsackes; *ch*, Stachelkranz des männlichen Copulationsorgans; *ö*, Öffnung des letztern in den männlichen Genitalkanal; *sb*, Secretschollen; *sp*, Spermaballen der Nebenblasen; *vg*, Vesicula granulosum; *vs*, Samenblase.

Fig. 8. Stachelkranz des männlichen Copulationsorgans, stärker vergr.

Fig. 9. *Dalyellia blodgetti* (Sillim.).

Fig. 9. Stachelkranz des männlichen Copulationsorgans und Mündung (*ö*), des letzteren in den Genitalkanal. Aus einem starkgequetschten Präparate.

Fig. 10—17. *Dalyellia sillimani* n. sp.

Fig. 10. Das Tier schwach gequetscht; 70× vergr. *bs*, Bursa seminalis; *E*, Ei; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *m*, Mund; *ph*, Pharynx; *rs*, Samenblase.

Fig. 11. Mesenchympigment stärker vergr.

Fig. 12. Stück des Dotterstocks.

Fig. 13. Bursa seminalis stark kontrahiert.

Fig. 14. Männliches Copulationsorgan. ea_1 und ea_2, die beiden Endäste der Chitinteile; *kdr*, Körnerdrüsen der einen Seite; *ks*, Kornsecretmassen; *md*, medianer dorsaler Chitinstachel; *mp*, Retraktoren; *mv*, mediane ventrale Chitinrinne; *pö*, Penismündung; *s*,, letzter Chitinstachel des rechten Endastes; *sp*, letzte Chitinplatte des linken Endastes; *st*, Stiele; *vd*, Vas deferens; *vs*, Samenblase.

Fig. 15. Variante des linken Endastes, der hier mit vier feinen und einem plattenartig verbreiterten (*sp*) Stachel versehen ist.

Fig. 16. Variante des rechten Endastes mit rinnenartigem Endstachel (*s*,).

Fig. 17. Chitinapparat von der Seite, um die rinnenartige Gestaltung des dorsalen medianen Stachels (*md*) zu zeigen.

Fig. 18—25. *Dalyellia rheesi* n. sp.

Fig. 18. Das Tier schwimmend, schwach vergr.

Fig. 19. Dasselbe schwach gequetscht und stark vergr. *dg*, Dottergang; *vs*, Samenblase, übrige Bezeichnung wie in Fig. 5.

Fig. 20. Der durch Wirkung der Retraktoren (*mph*) verbreiterte Pharynx (*ph*) mit Pharyngealtasche und Mund (*m*).

Fig. 21. Der Papillenkranz des Pharynxsaumes.

Fig. 22. Das Penisrohr (*pr*), männlicher Genitalkanal (*mgc*), dessen Mündung (*ö*) in das Atrium commune und Chitinteile mit sehr kurzen Stielen (*st*).

Fig. 23. Die mediane Ventralrinne stärker vergr.

Fig. 24. Die mediane Ventralrinne (*mv*) nach oben zurückgeschlagen, Variante mit langen Stielen (*st*). — Die Endäste mit ihren Stacheln sind nur zum Teil gezeichnet.

Fig. 25. Stück eines Endastes (*ea*) um die Einlenkung der Stacheln sowie deren Zusammensetzung aus Basalstück (*a*), Copula (*b*) und Stachel (*c*) zu zeigen.

Fig. 26—31. *Dalyella rossi* n. sp.

Fig. 26. Übersicht der Organisation im Quetschpräparat, etwa 100 × vergr. *ad*, Atriumdrüsen; *bc*, Bursa copulatrix; *bst*, Stiel derselben; *ch*, Chitinteile des männlichen Copulationsapparates; *da*, Darm; *dg*, Dottergang; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *mgc*, männlicher Genitalkanal,; *mph*, Pharynxretraktoren; *ph*,, Saum des Pharynx; *pp*, Penispapille; *pr*, rötliches retikuläres Pigment; *pz*, gelbe Pigmentzellen; *rs*, Receptaculum seminis; *sph*, Sphincter des Uterus; *te*, Hoden; *vd*, Vas deferens; *vi*, Dotterstock; *z*, Ösophagealzellen.

Fig. 27. Pharynx (*ph*), Oesophagus (*oe*) mit seinem Zellenkranz (*z*) und Darm (*da*).

Fig. 28. Stück eines Dotterstockes in voller Reife.

Fig. 29. Bursa copulatrix in einem andern Kontraktionszustande.

Fig. 30. Uterus mit seinem Sphincter (*sph*) und einem hartschaligen Ei.

Fig. 31. Chitinteile des männlichen Copulationsorgans mit den beiden Stielen (*st*), Endästen (*ea*) sowie den beiden Medianfortsätzen: dem dorsalen (*md*) und ventralen (*mv*).

Fig. 32 u. 33. *Dalyellia fairchildi* n. sp.

Fig. 32. Männlicher Copulationsapparat. *ds*, Ductus seminalis; *eae*, äußerer stacheltragender Endast im entfaltetem Zustande; *eai*, innerer unbestachelter Endast; *mv*, Medianfortsatz; *pö*, Mündung der Penisscheide; *pp*, Penispapille; *s*, Doppelreihe von Stacheln; *st*, Stiel; *vg*, Vesicula granulorum; *vs*, Vesicula seminalis.

Fig. 33. Stärker vergrößerte Chitinteile im Ruhezustande. *q*, Querbalken; *qs*, quere Stachelreihe, übrige Bezeichnung wie in Fig. 32.

Fig. 34—36. *Dalyellia articulata* n. sp.

Fig. 34. Hinterende mit Geschlechtsapparat aus einem stark gequetschten Tiere. *bc*, Bursa copulatrix; *ch*, Chitinteile das männlichen Copulationsorgans; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *rs*, Receptaculum seminis; *u*, Uterus mit Ei; *vi*, Dotterstöcke; *vs*, Samenblase.

Fig. 35. Chitinteile des männlichen Copulationsorgans stärker vergr. *st*, die sehr reduzierten Stiele.

Fig. 36. Eine andre Variante der Form und Verbindungsart der Stiele (*st*) mit Endast (*ea*) und Medianfortsatz.

Fig. 37 u. 38. *Dalyellia mohicana* n. sp.

Fig. 37. Das Tier im Schwimmen, etwa 60 × vergr. *da*, Darm; *ph*, Pharynx.

Fig. 38. Chitinteile des männlichen Copulationsorgans stark vergr. Die Endäste (*ea*) mit je einer einfachen Stachelreihe, die wohlentwickelten Stiele (*st*)

durch einen dorsalen (*qd*) und ventralen (*qv*) Querbalken verbunden, an ersterem eine quere Stachelreihe (*qs*), an letzterem ein Medianfortsatz (*mv*).

Fig. 39—41. *Jensenia pinguis* (Sillim.).

Fig. 39. Geschlechtsapparat an einem seitlich komprimierten Tiere. *bs*, Bursa seminalis; *bsm*, Retractor derselben; *ch*, Sack mit den Chitinteilen; *chm*, einer der vier Muskeln derselben; *E*, Ei; *gd*, Ausführungsgang des Keimstockes (*ge*); *gö*, Geschlechtsöffnung; *sdr*, Schalendrüsen; *te*, Hoden; *udi*, Uterusdivertikel des Atrium; *ust*, Uterusstiel; *vd*, Vasa deferentia; *vs*, Samenblase; *vst*, Stiel derselben; *wgc*, weiblicher Genitalkanal.

Fig. 40. Der die Chitinteile umschließende muskulöse Sack. Die Chitinteile bestehen aus zwei Stielen (*st*), die durch zahlreiche feine Querbalken (*qb*) verbunden sind. Daneben sind noch zwei stärkere Querbalken (*qv* und *qd*) vorhanden, von denen der erstere sich in seitliche Spitzen (*ea*) fortsetzt und mit einer Querreihe von Stacheln oder Haken besetzt ist.

Fig. 41. Eine Variante der Chitinteile.

Tafel IV.

Fig. 1—6. *Phaenocora agassizi* n. sp.

Fig. 1. Das kriechende Tier, 30 × vergr.

Fig. 2. Ein größeres Exemplar, schwach gequetscht, etwa 43 × vergr. *da*, Darm; *g*, Gehirn; *ph*, Pharynx; *te*, Hoden.

Fig. 3. Vorderende desselben stärker vergr. *au*, Auge; *bc*, Bursa copulatrix; *de*, proximaler und *de,*, distaler Teil des Ductus ejaculatorius; *dg*, Dottergang (?); *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *kr*, Krystalloide; *mm*, Muskeln der Bursa copulatrix; *ph*, Pharynx; *rs*, Receptaculum seminis.

Fig. 4. Der zum Teile (*de,,*) als Penis zur Mündung (*de,*) vorgestülpte bestachelte Teil des Ductus ejaculatorius (*de*).

Fig. 5. Einer der großen Stacheln des letzteren, stärker vergr.

Fig. 6. Rhabditen und zwar *a*, aus dem Vorderende; *b*, aus dem Rest des Körpers.

Fig. 7 u. 8. Typhloplanide aus dem Canandaigua-See.

Fig. 7. Das Tier im Schwimmen mit der Pigmentierung des Rückens; Fig. 8 schwach gequetscht mit nach vorwärts gerichtetem Pharynx. *au*, Augen; *da*, Darm; *ehv*, vorderer Excretionshauptstamm; *g*, Gehirn; *gf*, Grübchenflecken; *pi*, Pigment; *ph*, Pharynx; *stz*, Rhabditendrüsen.

Fig. 9 u. 10. Typhloplanide von Irondiquait.

Fig. 9. Das Tier schwach gequetscht, etwa 160 × vergr., Darm und Dotterstöcke weggelassen.

Fig. 10. Copulationsorgane, stärker vergr. *au*, Auge; *bc*, Bursa copulatrix; *dr*, Drüsenzellen; *ds*, Ductus seminalis; *f*, Fetttropfen; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *kd*, Körnerdrüsen; *ks*, Kornsecret; *m*, schiefgekreuzte Muskeln; *ph*, Pharynx; *sp*, Sperma; *st*, Stäbchenstraßen; *te*, Hoden.

Fig. 11. *Strongylostoma gonocephalum* (Sillim.).

Fig. 11. Umriß des Vorderendes mit dem Auge (*au*) und dem Grübchenfleck (*gf*) der einen Seite.

Fig. 12—16. *Proxenetes modestus* n. sp.

Fig. 12. Das Tier schwach gequetscht, 150× vergr. *ad*, Atriumdrüsen; *bp*, Bulbus des männlichen Copulationsorgans; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, Chitinanhang der Bursa seminalis; *ch*,, Chitinzähne des Ausführungsganges derselben; *chp*, Chitinteile des männlichen Copulationsorgans; *da*, vorderer und *da*,, hinterer Teil des Darmes; *g*, Gehirn; *ge*, keimbereitender Teil der Germovitellarien; *gö*, Geschlechtsöffnung; *ph*, Pharynx; *sp*, Spermaballen; *te*, Hoden; *vd*, Vas deferens; *vd*, falsche Samenblase; *vi*, Dotterstocksteil.

Fig. 13. Chitinteile des Penis stärker vergr. *a*, Secretrohr; *c*, Copula; an welcher die beiden Stilette (*st*) sich anheften.

Fig. 14. Eine andre Form der Chitinstilette.

Fig. 15. *a* und *b* die zwei Hauptformen von Rhabditen.

Fig. 16. Der Chitinanhang der Bursa seminalis stärker vergr.

Fig. 17—19. *Gyratrix hermaphroditus hermaphroditus* Ehrbg.

Fig. 17. Abnorme Form der Eikapsel.

Fig. 18. Endabschnitt eines der beiden Hauptstämme des Excretionsapparates mit seinen, im Quetschpräparat auftretenden Varikositäten.

Fig. 19. Die Rhabditen des Endkegels des Rüssels *a*, frisch; *b*,in Wasser gequollen.

Fig. 20—23. *Gyratrix hermaphroditus maculata* n. subsp.

Fig. 20. Hinterende mit dem Stachelapparate (*ch*) des männlichen Copulationsorgans, den beiden Excretionshauptstämmen (*eh*), ihren Öffnungen (*eö*) und der Knäuelbildung (*ek*).

Fig. 21. Eikapsel.

Fig. 22. Der Hode.

Fig. 23. Der mattgelbliche Körper mit seinen schwefelgelben Tüpfeln.

Fig. 24—28. *Polycystis roosevelti* n. sp.

Fig. 24—26. Formen des chitinösen Penisrohres, mit dem Bulbus (*b*), Ductus seminalis (*ds*, vgl. S. 66) und den Ausführungsgängen der Körner- drüsen (*kd*).

Fig. 27 u. 28. Eikapseln mit Dottertropfen (*vi*) an dem Stiele.

Fig. 29—43. *Woodsholia lilliei* n. gen., n. sp.

Fig. 29. Das Tier sehr schwach gequetscht, etwa 100× vergr. *ad*, Atriumdrüsen; *au*, Augen, *bp*, Bulbus des männlichen Copulationsorgans; *bs*, Bursa seminalis; *bst*, Stiel derselben; *ch*, ihr Chitinanhang; *chp*, Chitinteile des männlichen Copulationsorgans; *cp*, Schwanzplatte mit ihren Klebzellen; *da*, vordere Darmblindsäcke; *da*,, Hinterende des Darmes; *ek*, Endkegel des Rüssels; *ge*, keimbereitende Teile der Germovitellarien; *gö*, Geschlechtsöffnung; *kd*, Ausführungsgänge der Körnerdrüsen; *ks*, Kornsekretballen; *M*, lange Retractoren des Rüssels; *ph*, Pharynx; *pht*, Pharyngealtasche; *phm*, ihre Mündung in die Rüsselscheide; *rö*, Rüsselöffnung; *sp*, Spermaballen; *te*, Hoden; *vd*, Vas deferens; *vs*,, falsche Samenblase; *vi*, vordere und *vi*,, hintere dotterbereitende Teile.

Fig. 30. Die Schwanzplatte (*cp*) saugnapfartig gestaltet.

Fig. 31. Vorderende des Körpers im Profil gesehen. *g*, Gehirn, übrige Bezeichnung wie in Fig. 29.

Fig. 32. Die bauchseitige Mündung (*rö*) der Rüsselscheide.

Fig. 33. Eine andre Form der Bursa seminalis, durch eine Einschnürung in zwei Abschnitte (*a* und *b*) geteilt. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 29.

Fig. 34—38. Verschiedene Varianten der Chitinteile des männlichen Copulationsorgans. *a*, Basis und *b*, Spitze des Sekretrohres; *c*, Copula und *d*, Aufhängebänder der das Sperma ausleitenden Rinne *e*.

Fig. 39—41. Verschiedene Varianten des Chitinanhanges der Bursa seminalis.

Fig. 42 u. 43. Weitere Varianten der Basis dieses Chitinanhanges.

Fig. 44 u. 45. *Trigonostomum marki* n. sp.

Chitinteile des männlichen Copulationsorgans in zwei Varianten. *a*, Basis; *b*, Spitze des zwischen den beiden löffelförmigen Platten l_1 und l_2, (letztere in Fig. 44 an ihrer Spitze [*sl*] geschlitzt) liegenden Sekretrohres (*a*).

Fig. 46—48. *Phonorhynchus helgolandicus* (Meczn.).

Fig. 46. Der vom Secretreservoir herabsteigende Muskel (*m*), welcher mit einer doppelten Schleife (*ms*) die Führung für den Giftstachel (*chgv*) herstellt.

Fig. 47 u. 48. Neue Varianten der Chitinteile des männlichen Copulationsorgans. *ch*, gemeinsames und *chg* Secretrohr.

Fig. 49—51. *Plagiostomum stellatum* n. sp.

Fig. 49. Vorderende aus einem Quetschapparat mit einem präoralen queren Pigmentband (*pi*), Stirndrüsen (*sd*), Augen (*au*) und Pharynx (*ph*).

Fig. 50. Das Tier schwach gequetscht, etwa 100 × vergr. Der Dotterstock ist bloß in seinen seitlichen Partien eingezeichnet.

au, Augen; *da*, Darm; *de*, Ductus ejaculatorius; *ds*, Ductus seminalis; *ge*, Keimstock; *gö*, Geschlechtsöffnung; *ks*, Kornsekretballen; *m*, Mund; *pi*, Pigmentzüge; *ps*,, innere und *ps*,,, äußere Penisscheide; *pz*, sternförmige Pigmentzellen; *te*, Hodenfollikel; *vi*, Dotterstock; *vs*, Samenblase.

Fig. 51. Der männliche Copulationsapparat in einem andern Kontraktionszustande. Bezeichnung wie Fig. 50.

Fig. 52—54. *Plagiostomum rufodorsatum* (Ulj.).

Fig. 52. Das Tier sehr wenig gequetscht und etwa 70 × vergr. *ge*, Keimzellen; *gö*, Geschlechtsöffnung; *m*, Mund; *pe*, vorgestreckter Penis; *ph*, Pharynx; *te*, Hodenfollikel; *vg*, Secretbehälter; *vd*,, Spermazüge; *vi*, Dotterstocksfollikel; *vs*, Samenblase.

Fig. 53. Reifes Spermium.

Fig. 54. Das männliche Copulationsorgan im Ruhezustande, der Penis (Ductus ejaculatorius *de*) eingestülpt. *ks*, Kornsekretballen.

Tafel V.

Fig. 1—2. *Plagiostomum meledanum* n. sp.

Fig. 1. Vorderende, etwa 75 × vergr. *au*, Augen; *da*, *Darm*; *m*, Mund; *ph*, Pharynx; *zx*, Zooxanthellen.

Fig. 2. Hinterende des kriechenden Tieres.

Fig. 3—7. *Plagiostomum maculatum* (Graff).

Fig. 3. Vorderende, etwa 100 × vergr. *au*, Auge; *ph*, Pharynx; *w*, Wimperrinne.

Fig. 4. Männliches Copulationsorgan im Ruhezustande, Fig. 5 dasselbe

vorgestreckt. *ks*, Kornsecretballen; *pe*, Penis; *pse*, äußere und *psi*, innere Penisscheide; *vg*, Vesicula granulorum; *vs*, Vesicula seminalis.

Fig. 6 unreifes und Fig. 7 reifes Spermium.

Fig. 8. *Plagiostomum vittatum* (Leuck.).

Fig. 8. Neue Färbungsvarietät mit zwei Paar unpigmentierten Flecken.

Fig. 9. *Plagiostomum koreni* Jens.

Fig. 9. Eigentümliche Form der Augenflecken (*au*), der eine mit Nebenfleck (*au*,).

Fig. 10—13. *Plagiostomum whitmani* n. sp.

Fig. 10. Das schwach gequetschte Tier, etwa 57 × vergr. *da*, Darm; *de*, Ductus ejaculatorius; *m*, Mund; *mgc*, männlicher Genitalkanal; *pe*, Penis; *ph*, Pharynx; *vs*, Vesicula seminalis; *z*, Zellenkranz am Darmmund.

Fig. 11. Die glänzenden Rhabditen der Haut.

Fig. 12. Das männliche Copulationsorgan in Erektion. *de*, der vorgestülpte und ausgestreckte Ductus ejaculatorius; *mgc*, männlicher Genitalkanal; *pe*, Penis; *peb*, Penisbulbus; *vs*, Vesicula seminalis.

Fig. 13. Reifes Spermium.

Fig. 14—19. *Plagiostomum wilsoni* n. sp.

Fig. 14. Ein Exemplar ungequetscht, etwa 70 × vergr., mit einem abnormen medianen Augenfleck (*au*,) neben den Paaraugen (*au*); *gö*, Geschlechtsöffnung; *ph*, Pharynx; *w*, Wimperrinne.

Fig. 15. Ein in Profillage gequetschtes Exemplar. *au*, Paaraugen; *gö*, Geschlechtsöffnung; *ph*, Pharynx; *std*, die eingezogene Mündungsfläche der Stirndrüsen; *vs*, Vesicula seminalis; *w*, Wimperrinne.

Fig. 16. Quetschpräparat von der Fläche betrachtet. *da*, Darm; *dg*, Dottergang; *ge*, Keimstock; *pe*, Penis; *ps*, Penisscheide; *te*, Hodenfollikel; *vi*, Dotterstock; die übrige Bezeichnung wie in Fig. 15.

Fig. 17. Das männliche Copulationsorgan stärker vergr. *de*, Ductus ejaculatorius; *de*,, kugelige Anschwellung desselben; *mgc*, männlicher Genitalkanal; *pe*, Penis; *ps*, Penisscheide, *psp*, Papillen derselben; *vs*, Vesicula seminalis.

Fig. 18. Eine Penisscheidenpapille stärker vergr. mit ihrem Stäbchensecrete.

Fig. 19. Reifes Spermium.

Fig. 20 u. 21. *Plagiostomum morgani* n. sp.

Fig. 20. Ein schwach gequetschtes Exemplar, etwa 60 × vergr. Dotterstock weggelassen. *ks* und *ks*,, verschiedene Formen von Kornsecretballen; *mm*, Protraktoren des männlichen Copulationsorgans; *pi*, Fleck reticulären Pigmentes; *spd*, Speicheldrüsen; *vs*,, falsche Samenblasen; die übrige Bezeichnung wie in Fig. 16.

Fig. 21. Reifes Spermium.

Fig. 22. *Plicastoma bimaculatum* (Graff).

Fig. 22. Abnorme, dreilappige Form der Augen.

Fig. 23. *Pseudostomum quadrioculatum* (Leuck.).

Fig. 23 a—*b*, drei abnorme Formen der Augen.

Fig. 24 u. 25. *Pseudostomum dubium* n. sp.

Fig. 24. Quetschpräparat, etwa 110× vergr., links bloß die weiblichen, rechts bloß die männlichen Gonaden eingezeichnet. *au*, Augen; *da*, Darm; *ge*, Keimzellen; *gö*, Geschlechtsöffnung; *kd*, Körnerdrüsen; *m*, Mund; *pe*, Penis; *ph*, Pharynx; *ps*, Penisscheide; *vi*, vorderer und *vi*,, hinterer Lappen des dotterbereitenden Teiles des Keimdotterstockes; *vs*, Vesicula seminalis; *vs*,, falsche Samenblase.

Fig. 25. Eine andre Form der Augen.

Fig. 26—28. *Monoophorum pleiocelis* (Graff).

Fig. 26. Das kriechende Tier im Profil betrachtet, etwa 23× vergr.

Fig. 27. Quetschpräparat, stärker vergr. *g*, Gehirn; *ph*, Pharynx; *peb*, Bulbus des Penis; *w*, Wimperrinne.

Fig. 28. Vorderende und Augen einer verwandten Form von Sewastopol.

Fig. 30—32. *Monoophorum triste* n. sp.

Fig. 30. Quetschpräparat etwa 60× vergr., links bloß die weiblichen, rechts bloß die männlichen Gonaden eingezeichnet. *dr*, Drüsen des männlichen Apparates; *g*, Gehirn; *vic*, vordere Commissur der beiden Germovitellarien; *w*, Wimperrinne; die übrige Bezeichnung wie in Fig. 24.

Fig. 31. Körnerhäufchen der Haut.

Fig. 32. Reifes Spermium.

Tafel VI.

Fig. 1—6. *Enterostomum zooxanthella* (Graff).

Fig. 1. Ein stark gequetschtes Exemplar mit Weglassung der Dotterstöcke. *co*, Commissur der ventralen Längsnerven; *da*, Darm; *g*, Gehirn; *ge*, Keimstock; lan_1 und lan_2, die Lateralnerven; *peb*, Bulbus penis; *ph*, *Pharynx*; *vln* und *vln*,, die ventralen Längsnerven; *vn*, vordere Nerven; *vs*,, falsche Samenblasen.

Fig. 2. Der Penisbulbus stärker vergr. *de*, Ductus ejaculatorius; *ds*, Ductus seminalis; *se*, Secretstränge; *vd*, Vasa deferentia; *vg*, Vesicula granulorum; *vs*, Vesicula seminalis.

Fig. 3. Vorderende eines reifen Spermiums.

Fig. 4 u. 5. Abweichende Augenformen.

Fig. 6. Trematod aus dem Mesenchym, etwa 250× vergr. *bs*, Bauchsaugnapf; *da*, Darm; *ex*, Concretionen des Excretionsapparates; *m*, Mundsaugnapf; *oe*, Oesophagus; *pi*, Pigment; *vi*, Dotterstocksanlage.

Fig. 7 u. 8. *Allostoma austriacum* (Graff).

Fig. 7. Das kriechende Tier im Profil, etwa 30× vergr.

Fig. 8. Quetschpräparat, stärker vergr. *da*, Darm; *ds*, Ductus seminalis im optischen Querschnitt (?), *g*, Gehirn; *mgö*, Mund = Geschlechtsöffnung; *pe*, Penis; *ph*, Pharynx; *spd*, Speicheldrüsen; *w*, Wimperrinne.

Fig. 9. *Allostoma calyx* n. sp.

Fig. 9. Vorderende mit den beiden Augenpaaren au_1 und au_2 und der Wimperrinne *w*.

Fig. 10 u. 11. *Allostoma monotrochum* (Graff).

Fig. 10 Stark vergrößerter Pigmentbecher der hinteren Augen.

Fig. 11. Etwa 32 × vergr. Exemplar mit Augenstellung, Darmaussackungen (*da*) und der Wimperrinne (*w*).

Fig. 12—17. *Euxinia corniculata* n. g., n. sp.

Fig. 12. Das ruhig kriechende, ungequetschte Tier, etwa 60 × vergr.

Fig. 13. Die bei durchfallendem Lichte weiß erscheinenden Organe: *g*, Gehirn; *pe*, männliches Copulationsorgan; *ph*, Pharynx; *R*, Reusenorgan; *vs*, Vesicula seminalis; *w*, Wimperrinne.

Fig. 14. Quetschpräparat, stärker vergr., von den Keimdotterstöcken bloß der rechte eingezeichnet, das gelbe Pigment bloß im Vorderende. *da*, Darm; *dg*, Dottergang; *g*, Gehirn; *ge*, Keimzellenlager; *kd*, Ausführungsgänge der Körnerdrüsen; *ks*, Kornsekretballen; *pe*, Penis; *pe,*, sein in die Vesicula granulorum eingestülptes freies Ende; *ph*, Pharynx; *ps*, Penisscheide; *R*, Reusenorgan; *te*, Hodenfollikel; *vi*, Dotterstock; *vic*, vordere Kommissur der Keimdotterstöcke; *vs*, Vesicula seminalis; *w*, Wimperrinne.

Fig. 15. Männliches Copulationsorgan und Reusenorgan, stärker vergr. *ch*, Chitintrichter mit ihrer seitlichen Auffaserung (*ch,*), *mgc*, männlicher Genitalkanal; *pe*, das (in Fig. 14 nach innen eingestülpte) Penisrohr; *ps*, Penisscheide; *R*, Reusenorgan; *seb*, ovaler Secretpfropf; *spb*, Sperma- und Secretanhäufung im blinden Ende des Reusenorgans; *vg*, Vesicula granulorum; *vs*, Vesicula seminalis.

Fig. 16. Ein Trichter des Reusenorgans stärker vergr. *a*, das mediane Röhrchen; *b*, der aufgefaserte Außenteil des Trichters.

Fig. 17. Wimperrinne (*w*) mit ihren Cilien.

Fig. 18. *Monocelis fusca* Örst.

Fig. 18. Doppelbildung des Hinterendes mit zwei männlichen Copulationsorganen (*pe*), aber einfacher Bursa seminalis (*bs*).

Fig. 19 u. 20. *Monocelis fasciata* n. sp.

Fig. 19. Vorderende mit Stirndrüsen (*std*), Augen (*au*), Statocyste (*ot*) und dem queren Pigmentfleck (*pi*).

Fig. 20. Männliches Copulationsorgan.

Fig. 21—25. *Monocelis wilhelmii* n. sp.

Fig. 21. Vorderende des Körpers mit Darm (*da*).

Fig. 22. Augenfleck mit Statocyste, Statolith *ot* und Nebensteinchen *ot,*.

Fig. 23. Ein Nebensteinchen stärker vergr.

Fig. 24. Abnormer Augenfleck.

Fig. 25. Männliches Copulationsorgan mit dem Kranz von Chitinhäkchen (*ch*), den Vasa deferentia (*vd*) und der Samenblase (*vs*).

Fig. 26—29. *Myrmeciplana elegans* n. g., n. sp.

Fig. 26. Übersichtsbild etwa 50 × vergr. *cp*, Schwanzpapillen; *da*, Darm; *g*, Gehirn; *pa*, Tastwarze und Tastgeißeln des Vorderendes; *pe*, der konische Penis; *ph*, Pharynx.

Fig. 27. Statocyste mit Statolith (*ot*) und Nebensteinchen (*ot,*).

Fig. 28. Stark gequetschtes Vorderende.

Fig. 29. Haut mit zwei Drüsen (*dr*).

Studien über die Entwicklungsgeschichte der Pantopoden.

Nervensystem und Drüsen der Pantopodenlarven.

Von

V. Dogiel,

Privatdozent an der K. Universität zu St. Petersburg

Mit 10 Figuren im Text und Tafel VII—IX.

Inhalt.

Material und Untersuchungsmethoden.

Als Material für die vorliegende Arbeit haben mir Larvenstadien verschiedener Pantopoden gedient, welche in dem Katherinenhafen, in der Nähe der biologischen Murman-Station (Nördliches Eismeer) angetroffen werden. Zu meiner Verfügung standen Vertreter zweier Familien, der Nymphonidae und der Pycnogonidae.

Von ersteren erhielt ich große Mengen von Entwicklungsstadien der beiden Arten *Nymphon strömii* Kröyer und *Chaetonymphon spinosum* Goodsir; die Beobachtungen über diese beiden Arten bilden denn auch die Grundlage meiner Arbeit. Außerdem gelang es mir mehrere Male auch Larven von *Nymphon grossipes* Oth. Fabr. zu erhalten.

Von Vertretern der Pycnogonidae wurden Larven von *Pycnogonum litorale* Ström. untersucht.

Das Material wurde mir in großer Menge geliefert, was ich der Liebenswürdigkeit von Herrn K. M. Derjugin verdanke, welcher im Jahre 1909 die Arbeiten auf dem Stationsfahrzeug »Alexander Kowalevsky« leitete, sowie auch Herrn T. A. Kluge, dem Leiter der Biologischen Murman-Station. Diesen beiden Herren möchte ich auch hier meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Alle von mir erzielten Resultate sind hauptsächlich auf der Untersuchung lebender Objekte begründet und zwar vorzugsweise mit Hilfe der intravitalen Färbung. Für das Studium des Nervensystems habe ich als Tinktionsmittel Methylenblau verwendet, eine Methode, welche trotz der kurzen Dauer meiner Untersuchungen (nur etwa 1 Monat) recht gute Resultate ergeben hat. Pantopodenindividuen mit Päckchen von Eiern und Larven an den Beinen wurden in Gefäße gesetzt, welche eine schwache Lösung von Methylenblau in Seewasser enthielten. Sowohl die erwachsenen Pantopoden, wie auch ihre Larven, vertragen den Aufenthalt in der Farbe ausgezeichnet, indem sie bis zu $1\,^1/_2$—2 Wochen in derselben am Leben bleiben. In betreff einiger kleiner, aber wichtiger Einzelheiten bezüglich der Färbung mit Methylenblau, erteilte mir Herr D. J. Deineka, welcher gleichzeitig mit mir auf der Station arbeitete, wertvolle Ratschläge, wofür ich ihm meinen aufrichtigen Dank ausspreche.

Organe drüsigen Charakters, wie z. B. Hautdrüsen u. dgl. m., lassen sich am besten durch Färbung mit Neutralrot intra vitam differenzieren. Bismarckbraun gibt annähernd die gleichen Resultate wie Neutralrot, wirkt aber langsamer und unterscheidet sich von letzterem in unvorteilhaftem Sinne durch seine Neigung, die Gewebe diffus zu färben.

Außerdem habe ich für die Färbung intra vitam auch noch Nilblau und Lakmus verwendet, allein diese beiden Färbemittel erwiesen sich als durchaus ungeeignet für das gegebene Objekt.

Einen großen Nachteil der Färbungen intra vitam bietet zweifelsohne die Schwierigkeit, die Objekte nachher zu fixieren. Alle meine Versuche das Methylenblau mit molybdänsaurem, wie auch mit pikrinsaurem Ammonium zu fixieren, erwiesen sich als gänzlich mißlungen.

Es muß hier bemerkt werden, daß diese Methode des Fixierens an und für sich bei so zarten Objekten, wie es die Pantopodenlarven sind, wenig geeignet ist. Bei dem raschen Überführen der Larven aus molybdänsaurem Ammonium über Alkohole in Xylol, wurden dieselben außerordentlich stark deformiert und kontrahiert.

Aus dem oben angeführten Grunde mußten alle erzielten Färbungsbilder des Nervensystems sofort mit Hilfe des Zeichenapparats abgezeichnet werden, was einen großen Zeitaufwand nötig machte.

Nervensystem.

Die Untersuchungen über das Nervensystem bilden den hauptsächlichsten Teil der vorliegenden Arbeit. Das bis jetzt noch nicht mit Hilfe spezieller Untersuchungsmethoden untersuchte periphere Nervensystem der Pantopoden, ist nur in seinen allerallgemeinsten Zügen bekannt geworden. Außerdem behandeln alle vorhergehenden Arbeiten, mit Ausnahme derjenigen von Meisenheimer (9), die Organisation der erwachsenen Pantopoden, und bringen fast gar keine Angaben über das periphere Nervensystem der Larven.

Bevor ich zur Darlegung der von mir erhaltenen Resultate übergehe, halte ich es für angebracht, in Kürze über diejenigen Angaben zu berichten, welche in der Literatur bezüglich des Nervensystems der Pantopoden zu finden sind.

Dohrn [5] beschränkt sich in seiner Monographie der neapolitanischen Pantopoden in bezug auf deren peripheres Nervensystem auf nachstehende Angaben. Entsprechend den sieben Extremitätenpaaren sind auch sieben Paare von peripheren Nerven vorhanden. Das erste Paar derselben verläuft von dem oberen Schlundganglion nach dem ersten Extremitätenpaare. Das zweite und dritte Paar entspringt vom ersten (zusammengesetzten) Bauchganglion und innerviert die Taster und die ovigeren Extremitäten. Die übrigen vier Paare endlich entsprechen dem zweiten bis fünften Ganglion der Bauchkette und dienen zur Innervation der Gehbeine. Der Verlauf der Hauptnervenstämme ist bei allen Arten von Pantopoden annähernd der gleiche: »Dieselben verlassen die Ganglien an den Seiten in der horizontalen Mittelebene und liegen unterhalb des Darmschlauchs, spalten sich früh in zwei gleichstarke Äste, welche die beiden von den Septen unvollkommen geteilten Räume mit Nerven versorgen.«

Dies ist alles, was die Innervation der Extremitäten betrifft. Außerdem sagt Dohrn nur noch, daß die weitere Verästelung der Nerven

schwer zu verfolgen sei, daß aber wahrscheinlich jede Fußdrüse, jede Borste oder jeder Dorn von besonderen Nervenfasern versorgt wird.

Viel komplizierter ist die Innervation des Schnabels. Ein jedes der drei Antimere des Schnabels wird von einem Nervenstamm innerviert. Der Nervenstamm des oberen Antimers entspringt von dem oberen Schlundganglion, während die Stämme der beiden unteren Antimere von dem vorderen Teil des ersten Bauchganglions ausgehen. Der Nervenstamm eines jeden Antimers spaltet sich bei seinem Eintritt in den Schnabel in zwei Äste: einen äußeren Ast, welcher der äußeren Wandung des Schnabels anliegt, und einen inneren, mächtigeren Ast, welcher der Speiseröhre anliegt. Der innere Ast weist in seinem Verlaufe sechs bis acht Anhäufungen von Ganglienzellen auf. Die Ganglien aller Antimere liegen in einer Ebene und sind durch ringförmige Commissuren miteinander verbunden. In dem vorderen Schnabeldrittel verschmilzt der äußere Nervenast mit dem (nach vorn) letzten Ganglion des inneren Astes. Infolgedessen nimmt das betreffende Ganglion große Dimensionen an und wird zum Hauptnervenknoten des Antimers.

Die Augen werden von dem oberen Schlundganglion innerviert.

Während Dohrn es ausschließlich mit kleinen Vertretern der *Pantopoda* zu tun hatte, konnte Hoek [7], welcher das Material der Challenger-Expedition bearbeitete, das Nervensystem wahrer Riesen, wie *Colossendeis*, untersuchen, bezüglich derer er denn auch die Angaben von Dohrn in mancher Hinsicht vervollständigt. Unabhängig von Dohrn fand Hoek in jedem Schnabelantimer zwei Nerven, von denen der innere, auf Grund des Vorhandenseins von Nervenzellengruppen auf seinem Verlaufe, von Hoek einen besonderen Namen »ganglionic bundle« erhält. Über den Ursprung dieses ganglösen Stranges und des äußeren Nervenstranges von einem gemeinsamen Nerv spricht sich Hoek nur vermutungsweise aus. Außer den inneren und äußeren Nerven beschreibt Hoek noch zwei von der Dorsalseite her in den Schnabel eintretende dünne Nerven, deren Ursprung er in dem oberen Schlundganglion nachweisen konnte.

Gleich Dohrn findet auch Hoek hinter dem fünften Thorakalganglienpaare Rudimente eines sechsten Ganglienpaares bei einem jungen Individuum von *Colossendeis proboscidea*. Bei den erwachsenen *Colossendeis* bleibt am hinteren Rande des fünften Ganglienpaares nur ein kleiner unpaarer Auswuchs erhalten. Nach Hoek können von einem solchen zusammengesetzten fünften Ganglienpaare außer den dicken, zum siebenten Extremitätenpaare verlaufenden Nerven, auch noch zwei

Nervenpaare nach dem Abdomen ausgehen, während DOHRN nur ein Paar beobachtet hat.

Von den neueren Arbeiten verdient diejenige von MEISENHEIMER [9] über die Entwicklung von *Ammothea echinata* Hodge in bezug auf den uns beschäftigenden Gegenstand besondere Beachtung. Die wichtigste der von diesem Autor mitgeteilten Beobachtungen ist die, daß das erste Beinpaar einer sechsbeinigen *Ammothea*-Larve nicht von dem oberen Schlundganglion, sondern von den Schlundcommissuren aus innerviert wird. Die Commissuren besitzen auf diesem Stadium den Charakter dicker ganglιöser Massen, so daß der Verf. dieselben als das »Bauchganglion« ansieht, »welches dem Segmente der ersten Extremität angehört. Der übrige Teil des Nervensystems bietet keine interessanten Eigentümlichkeiten im Vergleich mit der Organisation des erwachsenen Tieres.

Ich gehe nunmehr zu der Darlegung meiner eignen Beobachtungen über, indem ich mit der Besprechung des peripheren Nervensystems beginne, welches ich am genauesten untersucht habe.

Peripheres Nervensystem. Die Art und Weise des Austritts der wichtigsten peripheren Nerven aus dem oberen Schlundganglion und den Bauchganglien ist von DOHRN und HOEK richtig beschrieben worden. Durch das Methylenblau werden diese Nerven ziemlich stark blau gefärbt, während die Ganglien selbst beinahe ungefärbt bleiben. Dabei kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Wurzel eines peripheren Nervs in Gestalt eines kompakten Bündels weit in das Innere des Ganglions hereinragt (Fig. 5 u. 23). Nach seinem Austritt aus dem Ganglion verläuft der Nerv nach der demselben entsprechenden Extremität, wobei er anfangs unterhalb des Darmdivertikels dieser Extremität liegt. Bei seinem Eintritt in das Bein, bisweilen auch schon früher, noch im Rumpfe, zerfällt der Nerv in zwei Äste, deren Verlauf ich feststellen konnte. Während der eine dieser Äste, gleich dem gemeinsamen Anfang des Nervs, an der Bauchseite der Extremität unterhalb des Darmdivertikels verläuft, biegt der andere Ast um diesen letzteren herum und geht auf dessen Rückenseite über, wo er bis zum äußersten Ende des Beines verfolgt werden kann (Fig. 1). Jeder periphere Nerv zerfällt demnach in einen Ramus dorsalis und einem Ramus ventralis. Einige Präparate (*Nymphon grossipes*, Fig. 2) berechtigen zu dem Schluß, daß da, wo das Darmdivertikel der Extremität sein Ende erreicht, zwischen dem dorsalen und dem ventralen Nervenast eine beide miteinander verbindende Commissur besteht. Eine Teilung in den Ramus dorsalis und den Ramus ventralis ist in allen Extremitäten zu finden und zwar schon von der sechsbeinigen Larve angefangen

(Fig. 6). Bei den sechsbeinigen Larven von *Nymphon strömii* und *Pycnogonum* sind die Nerven des zweiten und dritten Extremitätenpaars sehr gut entwickelt; spätere Entwicklungsstadien dieser Pantopoden standen nicht zu meiner Verfügung. Bei *Chaetonymphon spinosum*, von dem ich eine vollständige Reihe von Entwicklungsstadien besitze, ist bei fortschreitender Gestaltung des vierten und fünften Extremitätenpaares eine gleichzeitige Reduktion des zweiten und dritten Paares zu bemerken. Dieser Reduktion entspricht auch eine gewisse Atrophie des Nervensystems dieser Extremitäten. Wenigstens verschwindet in dem zweiten Extremitätenpaare die Teilung seines Nervs in zwei Äste und es bleibt nur ein ungeteiltes dünnes Nervenstämmchen, welches in die Extremität eintritt (Fig. 5).

Was die Innervation des ersten Extremitätenpaares betrifft, so stimme ich mit MEISENHEIMER darin überein, daß dieses Paar bei den Larven die Nerven nicht von dem oberen Schlundganglion, sondern von der Schlundcommissur erhält. Einige Bilder (Fig. 8 u. 11) rufen sogar den Eindruck hervor, als werde dieses Extremitätenpaar unmittelbar von dem ersten Bauchganglion innerviert.

An dem Nervensystem des Schnabels fällt das letzte Ganglion in jedem Antimer in die Augen, welches das Ende des inneren Schnabelnervs bildet. Eben wegen dieser Zellenanhäufung ist MEISENHEIMER [9, S. 22] im Zweifel, ob dieselbe als ein Schnabelganglion oder als ein Komplex besonderer Drüsen anzusehen ist, welche im Schnabel liegen. Ich für meinen Teil bei *Nymphon strömii* kann mich mit größerer Bestimmtheit für den gangliösen Charakter der erwähnten Gebilde aussprechen.

Dieses Ganglion ist so groß, daß meiner Ansicht nach eine spätere Zergliederung desselben und eine Bildung jener kleinen, im Verlauf des Schnabelnervs bei den erwachsenen Pantopoden vorkommenden Ganglien auf Kosten des ersteren wohl möglich erscheint. Solche kleine Ganglien habe ich bei den sechsbeinigen Larven von *Nymphon strömii* nicht beobachtet; für deren Vorhandensein im Schnabel der sechsbeinigen Larven von *Pycnogonum litorale* sprechen folgende Bilder. Zwischen den Schnabelganglien und der Schnabelbasis färben sich im Inneren des Schnabels zwei Zellenkränze, wobei ein jeder dieser Kränze aus drei Zellen zusammengesetzt ist (je eine Zelle in jedem Antimer). Die Zellen des einen Kranzes sind bipolar, diejenigen des andern Kranzes multipolar. Vielleicht gehören diese Kränze (Fig. 10) auch zu dem Bestand der obenerwähnten Ganglien. Der Hauptnerv des Schnabels ist in jedem Antimer selbst in ungefärbtem Zustande gut zu sehen.

Ein jeder der peripheren Hauptnerven weist einen gemischten Charakter auf.

Das sensible Nervensystem der sechsbeinigen Larve (Textfig. III) zeigt nachstehenden einfachen und gleichartigen Charakter. Alle sensiblen Apparate (natürlich mit Ausnahme der Augen) bestehen aus einzelnen bipolaren Zellen, welche sich durch ihre sehr beständige Lage auszeichnen. Erstens ist jede Extremität der Larve mit zwei, höchstens aber drei Sinneszellen versehen, welche man wegen ihrer nahen Beziehungen zu den Extremitätenkrallen vielleicht als Tastzellen auffassen könnte. Die Anordnung dieser Zellen ist von mir in einer ganzen Reihe von Figuren angegeben worden. In dem ersten Extremitätenpaare befindet sich eine dieser bipolaren Zellen innerhalb der beweglichen Kralle (d. h. des dritten Gliedes der Extremität, »Endglied« nach MEISENHEIMER), während eine andere an der Basis der unbeweglichen Kralle liegt (d. h. im zweiten Glied, »Mittelglied« nach MEISENHEIMER) (Fig. 8). Bisweilen liegen übrigens beide Zellen im zweiten Glied, oder noch mehr proximalwärts, an der Grenze zwischen dem zweiten und ersten Glied der Extremität (Fig. 7 u. 3). Der distale Zellfortsatz geht fast bis an das Ende der Kralle heran, während ich den proximalen Fortsatz in einigen Fällen (Fig. 11) bis zu der Schlundcommissur hinauf verfolgen konnte, in welche er eintritt.

In seltenen Fällen war in dem zweiten Glied des ersten Extremitätenpaares noch eine bipolare Zelle zu bemerken, deren distaler Fortsatz nach der beweglichen Kralle gerichtet war.

Der Sinnesapparat des zweiten und dritten Extremitätenpaares ist genau nach demselben Plan gebaut. Im distalen Ende des zweiten Gliedes befinden sich zwei bipolare Zellen, welche ihre äußeren Fortsätze tief in das Innere des dritten Extremitätengliedes hineinsenden (Fig. 6). Eine jede dieser beiden Zellen liegt der Oberfläche eines der beiden im Inneren des zweiten Gliedes verlaufenden Muskeln dicht an; die eine ruht auf dem M. flexor, die andre auf dem M. extensor. Der proximale Fortsatz der auf dem M. flexor ruhenden Zelle tritt sodann in den Bestand des Ramus dorsalis, der Fortsatz der anderen Zelle dagegen in den Bestand des Ramus ventralis des Nervs der betreffenden Extremität über.

Recht selten kann man eine dritte Zelle bemerken, welche den vorhergehenden sehr ähnlich ist und im Inneren des dritten Gliedes (Endgliedes) der Extremität liegt. In Anbetracht des Umstandes, daß das Endglied des ersten Extremitätenpaares seine Sinneszelle besitzt, konnte man auch hier das Vorhandensein einer solchen Zelle

erwarten. Die proximalen Fortsätze der Sinneszellen des zweiten und dritten Extremitätenpaares konnten bis zu deren Eintritt in das erste Bauchganglion verfolgt werden (Fig. 11).

In der Innervation der Extremitäten verdienen nachstehende Einzelheiten hervorgehoben zu werden.

1) Die außergewöhnliche Einfachheit des sensiblen Nervenapparates, welcher sich auf zwei bis drei Zellen in jeder Extremität zurückführen läßt. Gerade in ihrer Eigenschaft als mit noch sehr einfachem Nervensystem und dabei mit ziemlich großen Zellenelementen ausgestattetes Objekt, bieten die sechsbeinigen Larven der Pantopoden ein ganz besonderes Interesse für weitere Untersuchungen dar. Hier bietet sich die Gelegenheit, sämtliche Bestandteile des Nervensystems eines Tieres zu untersuchen und dessen Morphologie bis hinab zu den einzelnen Zellenelementen zu verfolgen.

2) Das auffallende vollständige Fehlen sensibler Elemente an der Basis der am ersten Gliede (»Basalglied« von MEISENHEIMER) einer jeden Extremität sitzenden Dornes. An dem ersten Extremitätenpaare, enthalten die Dornen die Ausführgänge der mächtigen »Spinndrüsen«, an dem zweiten und dritten Paare — die Kanäle der kleinen, zuerst durch MEISENHEIMER [9, S. 219] beschriebenen Drüsen. Die erwähnten Dornen besitzen demnach keineswegs einen tactilen Charakter.

3) Die Übereinstimmung des sensiblen Apparates des ersten Extremitätenpaares (in bezug auf Anzahl und Anordnung der bipolaren Zellen) mit demjenigen des zweiten und dritten Paares weist wiederum darauf hin, daß diese Gebilde homonom sind, indem diese Übereinstimmung das erste Extremitätenpaar als das erste Paar von ventralen Extremitäten erscheinen läßt, welches erst sekundär eine dorsale Lage angenommen hat.

Weiter als bis zum Stadium der sechsbeinigen Larve habe ich die Entwicklung nur bei *Chaetonymphon spinosum* verfolgen können; bei dieser letzteren Form gelang es mir sämtliche aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien bis zu der Larve, oder richtiger gesagt, bis zu dem jungen Tier zu erhalten, welches über die definitive Anzahl von Extremitäten verfügt. Die Komplikation des sensiblen Apparates der Extremitäten gelangt mit fortschreitender Entwicklung nur durch das Anwachsen der Zahl von Nervenzellen zum Ausdruck. So zeigt z. B. die Figur 9 eine Extremität des ersten Paares einer *Chaetonymphon*-Larve, welche sich auf einem der Fig. 5 entsprechenden Stadium befindet. Entsprechend dem Erscheinen zahlreicher Dornen und Zähnchen auf der Extremität, wächst die Zahl der sensiblen Zellen beträchtlich

an. Der Charakter dieser letzteren bleibt der gleiche. Es sind dies bipolare, ovale Zellen, welche den einen Fortsatz in das Innere des Dornes entsenden, während sie vermittelst des andern mit dem Nerven der ersten Extremität in Verbindung treten. Auf diesem Stadium zählte ich in den zwei letzten Gliedern des ersten Extremitätenpaares bis zu 20 sensibler Zellen. In Wirklichkeit ist ihre Zahl natürlich viel größer, da durch das Methylenblau nur sehr selten alle Nervenelemente eines gegebenen Organs gleichzeitig gefärbt werden.

Auf den übrigen Extremitäten der *Chaetonymphon*-Larve (Stadium Fig. 5) besitzt jede Hauptkralle und jede Ergänzungskralle eine entsprechende bipolare Zelle (Fig. 16), welche in ersterem Falle im Innern der Kralle selbst gelegen ist, bei der Ergänzungskralle dagegen an deren Basis liegt. Außerdem sind auch alle Dörnchen der Gliedmaßen, welche hauptsächlich an den Gelenkungsstellen der einzelnen Glieder sitzen, mit ihren sensiblen Zellen versehen (Fig. 13 u. 19). Dabei ist oft deutlich zu bemerken, wie der proximale Fortsatz der bipolaren Sinneszelle in eine der Verästelungen des Extremitätennervs eintritt. An vielen Stellen der Extremitäten sind die sensiblen Zellen gruppenweise angeordnet (Fig. 13), allein eine jede Zelle der Gruppe innerviert ein besonderes Dörnchen oder Haar. Es werden keinerlei komplizierte sensible Apparate in den Extremitäten des jungen Tieres gebildet.

Freie Nervenendigungen habe ich in dem Integument der Extremitäten kein einziges Mal bemerkt. Ich habe indessen gesehen, daß deutliche bipolare Zellen in den Bestand beider Äste des Extremitätennervs eintreten, wobei diese Zellen in einer Reihe, der Länge des Nerves nach, angeordnet sind. Wohin die distalen Fortsätze dieser Zellen gerichtet sind, kann ich nicht sagen.

Außer den Dornen der Extremitäten liegen sensible Zellen auch noch unter den »Gabelborsten« hier und da über den Körper der Larve zerstreut. Diese sensiblen Zellen färben sich sehr selten und dabei nicht vollständig, so daß ich dieselben nur in wenigen Fällen bemerken konnte (Fig. 4, sechsbeinige Larve von *Nymphon strömii*). Schon Dohrn [5] hatte den sensiblen Charakter der doppelten Borsten vermutet und in Anbetracht des Umstandes, daß diese Borsten stets in nächster Nähe der Hautdrüsen sitzen, den, meiner Ansicht nach durchaus richtigen Gedanken ausgesprochen, daß die Reizung der unter diesen Borsten liegenden Zellen die Tätigkeit der danebenliegenden Hautdrüsen hervorruft.

Der sensible Apparat des Schnabels besteht ebenfalls aus bipolaren Zellen. Wie bei den sechsbeinigen Larven von *Nymphon* und

Pycnogonum, so auch bei späteren Entwicklungsstadien von *Chaetonymphon* habe ich stets das Vorhandensein dreier Sinneszellen konstatieren können, welche in der Nähe des freien Schnabelendes liegen und ihre distalen Fortsätze nach den Rändern der Mundöffnung hin aussenden (Fig. 10).

Ob diese Zellen im Innern des Schnabelganglions eines jeden Antimers liegen, oder außerhalb desselben, kann ich nicht angeben. Bei *Pycnogonum*, welches ganz am Anfang der Speiseröhre drei kammförmige Längsverdickungen am Chitinbelag des Vorderdarmes besitzt, sind die distalen Fortsätze der oben erwähnten Zellen nach diesen Vorsprüngen hin gerichtet. Die sensiblen Endigungen an den Chitinkämmen der Speiseröhre unterscheiden sich von den gewöhnlichen Endigungen dadurch, daß sie gegen das Ende zu sich nicht zuspitzen und nicht allmählich dünner werden, sondern mit abgestumpfter Fläche endigen. Um mit den Verhältnissen des Schnabels abzuschließen, will ich hier noch auf das Vorhandensein von commissuralen Zellen in dessen Ganglien hinweisen, durch welche eine Verbindung zwischen den Schnabelganglien der benachbarten Antimere hergestellt wird. Außerdem habe ich in den Schnabelganglien der zwei unteren Antimere noch Ganglienzellen beobachtet, deren proximale Fortsätze durch den Schnabelnerv hindurch in das Innere des ersten ventralen Nervenknotens der Larve verliefen.

Den Bau der Augen habe ich nicht untersucht; ich verfüge nur über einige Beobachtungen bezüglich der Entstehung des zweiten Augenpaares der Larve (die sechsbeinige Larve besitzt bekanntlich nur ein Paar von Sehorganen). Anfangs haben die Augen bei der sechsbeinigen Larve durchaus den von Meisenheimer beschriebenen Charakter. Es sind dies zwei nach entgegengesetzten Seiten gerichtete Pigmentbecher, an deren äußere Ränder sich eine Gruppe von Zellen anschließt, welche das Ganglion opticum bilden. Die Höhlung eines jeden Bechers ist von einer Gruppe durchsichtiger Retinazellen angefüllt. Die Retinazellen ragen mit ihren Enden aus der Höhlung der Pigmentbecher hervor.

Bei Larven von *Nymphon strömii*, welche lange Zeit hindurch in der Gefangenschaft gehalten wurden, habe ich mehrere Male eine Zweiteilung der Augen in der Querrichtung beobachtet. Ein jedes Auge war durch eine helle Querspalte in eine vordere und eine hintere Hälfte geteilt (Fig. 25). Der Teilung unterlagen sowohl die Pigmentbecher, wie auch der Retinaapparat Meisenheimers. Die erwähnten Erscheinungen sprechen zweifelsohne zugunsten der Annahme, daß die

definitiven vier Augen des Tieres im gegebenen Falle aus den primären beiden Augen der Larve vermittelst Teilung derselben hervorgehen. Diese Tatsache kann ich indessen aus nachstehenden Gründen nicht für genügend überzeugend ansehen. Erstens verläuft die Entwicklung von *Nymphon strömii* in Aquarien niemals weiter, als bis zum Stadium der sechsbeinigen Larve. Für sein weiteres Wachstum bedarf das Tier irgendwelcher besonderer Bedingungen, und zwar höchstwahrscheinlich eines temporären Überganges zur parasitischen Lebensweise (vgl. *Phoxichilidium* u. a.). Aus diesem Grunde können bei der Larve bei andauerndem zwangsweisen Verweilen auf dem erwähnten Stadium verschiedene anormale Erscheinungen auftreten.

Zweitens habe ich mich bei *Chaetonymphon spinosum* ganz unbedingt davon überzeugen können, daß das zweite Augenpaar auf eine andre Weise entsteht, und zwar unabhängig von dem ersten Paare und hinter demselben. Die sechsbeinigen Larven von *Chaetonymphon* besitzen nur ein Paar Augen von demselben Typus wie bei *Nymphon* und *Pycnogonum*. Die erste Anlage des zweiten Paares von Sehorganen habe ich auf Entwicklungsstadien von *Chaetonymphon* mit fünf Extremitätenpaaren beobachtet (von diesen besaß das fünfte Paar den Charakter noch ganz ungegliederter konischer Auswüchse).

Bei der Färbung mit Methylenblau bemerkt man bei solchen Larven hinter jedem Auge eine Anhäufung von Zellen, welche durch das Vorhandensein zahlreicher kleinster blauer Körnchen ausgezeichnet sind (Fig. 24). Bei starken Vergrößerungen bemerkt man, daß unter den blauen Körnchen in geringerer Anzahl grünlich-braune Körnchen zerstreut liegen, welche vollständig mit den Pigmentkörnchen der Augenbecher übereinstimmen. In den oben erwähnten, sich blau färbenden Körnchen haben wir es zweifelsohne mit Stadien in der Bildung des Pigmentes zu tun: ein jedes solcher Körnchen ergibt späterhin ein Pigmentkorn. Bei weiter vorgeschrittenen Larven mit voller Extremitätenzahl (die zwei letzten Extremitätenpaare sind noch stark in der Entwicklung zurückgeblieben) nimmt die Menge des Pigmentes in den obenerwähnten Ansammlungen zu (Fig. 26), so daß man hinter dem ersten Augenpaare nunmehr auch ohne Färbung mit Methylenblau das zweite Augenbecherpaar, wenn auch in Gestalt undeutlicher verschwommener Umrisse, bemerken kann. Das hintere Augenpaar von *Chaetonymphon* entsteht demnach beträchtlich später als das erste, und zwar unabhängig von diesem; das vordere Paar bewahrt auch bei dem erwachsenen Tier eine bedeutendere Größe, als das zweite Paar, welches nicht nur später auftritt, sondern auch schwächer entwickelt bleibt.

Das motorische Nervensystem ließ sich viel schwerer färben, als das sensible System, so daß ich über dasselbe nur einige Worte mitzuteilen vermag. In einigen Fällen wurden außer den sensiblen Zellen durch das Methylenblau auch noch Gebilde gefärbt, welche als motorische Nervenendigungen an den quergestreiften Muskeln angesehen werden müssen. Am besten können die Endigungen in den Extremitätenmuskeln der sechsbeinigen Larve beobachtet werden, und zwar wegen der geringen Anzahl von Muskelfasern bei den Larven dieses Stadiums, und ihrer verhältnismäßig bedeutenden Größe. Ich habe gesehen, wie an den quergestreiften Muskeln, und zwar fast immer an diejenige Stelle, wo sich die Kerne befinden, eine blaß-blaue Faser herantritt, deren Dicke beträchtlich hinter der des Muskels zurückbleibt. Diese Faser geht in unmittelbarer Nähe des Muskels gleichsam in einen mit seiner Basis der Muskeloberfläche zugewandten Kegel (oder Zelt) über, welcher den Kern der Muskelzelle bedeckt und der Oberfläche dieser letzteren dicht anliegt. Der erwähnte Kegel hat häufig ein solches Aussehen (Fig. 15), als bestehe er aus einzelnen, von dem gemeinsamen Stamm auseinandertretenden blauen Fasern. Da ich derartige Bilder nicht weniger als zehnmal beobachten konnte, und zwar sowohl bei *Nymphon*, als bei auch *Chaetonymphon* und *Pycnogonum*, so halte ich mich für berechtigt, dieselben für beständige Gebilde zu halten, und zwar für motorische Nervenendigungen.

Leider war es mir nicht möglich, die an die Muskeln herantretenden Nervenfasern in proximaler Richtung auf größere Entfernung hin zu verfolgen und deren Eintritt in die Bauchganglien zu beobachten.

Nervenendigungen von der soeben beschriebenen Art wurden an den Muskeln aller Extremitäten der sechsbeinigen Larve gefunden. Über deren Ähnlichkeit mit dem motorischen Nervenapparat einiger andrer Evertebraten wird weiter unten die Rede sein.

Als Darmnervensystem bezeichne ich besondere, ganz eigenartige Zellen, welche stark verästelte Fortsätze besitzen und außerordentlich regelmäßig auf der Oberfläche des Darmes der Larve angeordnet liegen. Diese Zellen sind sehr empfänglich für die Färbung mit Methylenblau.

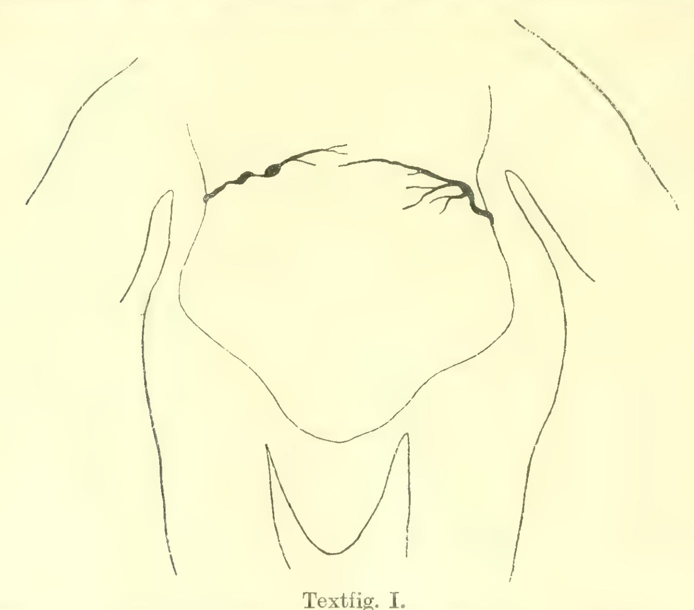
Am einfachsten gestaltet sich das Darmnervensystem bei der sechsbeinigen Larve von *Nymphon strömii*. Dasselbe besteht hier aus drei Paaren symmetrisch angeordneter großer Zellen (Fig. 18), welche der Oberfläche des Darmes dicht anliegen. Eine jede dieser Zellen besteht aus dem eigentlichen, den Kern enthaltenden Zellkörper und zwei Hauptfortsätzen, von denen jeder vielfach verästelt ist. Außerdem können von dem Körper der Zelle auch noch kleinere, verästelte Fasern

ausgehen. Die Körper aller sechs Zellen liegen, wie dies aus der Fig. 18 hervorgeht, an der ventralen Oberfläche des Darmes. Das vordere Paar liegt gleich hinter der Stelle, wo sich die Darmdivertikel nach dem ersten Extremitätenpaare abzweigen. Die beiden übrigen Paare liegen beträchtlich weiter nach hinten und sind einander genähert. Nach der Richtung, in der die beiden Fortsätze einer jeden Zelle verlaufen, kann man einen ventralen und einen dorsalen Fortsatz unterscheiden. Die ventralen Fortsätze aller Zellen verlaufen nach der ventralen Medianlinie, wobei sie unterwegs zahlreiche Seitenästchen abgeben, welche wiederum verästelt sind. Die Verästelungen weisen einen vorzugsweise dichotomischen Charakter auf. Auf ihrem ganzen Verlauf liegen die Fortsätze der äußeren Darmwand dicht an, gleich kriechenden Pflanzenwurzeln. Ob die ventralen Fortsätze mit dem centralen Nervensystem in Verbindung treten, konnte ich nicht feststellen.

Die dorsalen Fortsätze verlaufen von jeder Zelle nach außen und gehen auf die Seitenwand des Darmes über. Auf die Dorsalfläche des Darmes gelangen nur die dorsalen Fortsätze des ersten Zellenpaares, wobei dieselben die Basis der Darmdivertikel des ersten Beinpaares umschlingen. Bildlich gesprochen kann man sagen, daß die vorderen Zellen mit Hilfe ihrer dorsalen Fortsätze den erwähnten Divertikeln gleichsam »unter die Achseln greifen« (Fig. 12). Das größte Interesse ruft bei diesen eigenartigen Zellen ihre metamere Anordnung hervor. Entsprechend den drei Extremitätenpaaren sind stets drei Paare von Zellen vorhanden. Das erste Paar ist, entsprechend der starken Verschiebung des Segmentes der vorderen Extremitäten nach vorn, ebenfalls nach vorn verschoben, während die beiden übrigen Paare einander genähert sind, gleich wie auch die Extremitäten des zweiten und dritten Paares dicht beieinander stehen.

Ein dem soeben beschriebenen unbedingt homologes Gebilde habe ich auch bei andern Pantopoden gefunden, und zwar bei weiter fortgeschrittenen Larven von *Chaetonymphon spinosum* und *Nymphon grossipes*. Bei einer Larve von *Chaetonymphon* mit voller Extremitätenzahl gelang es mir einmal auf der Höhe des letzten Beinpaares eine lange, den Darm von der Ventralseite her umschlingende Zelle zu beobachten (Fig. 23), welche mit ihren Enden auch auf die dorsale Oberfläche des Darmes herübergriff (Textfig. I). Von diesen beiden Enden gingen dichotomisch verästelte Fortsätze ab. Man braucht nur die Figur zu betrachten, um sich davon zu überzeugen, daß wir es in diesem Gebilde mit ebensolchen Zellen zu tun haben, wie sie soeben für *Nymphon strömii* beschrieben worden sind.

Bei *Nymphon grossipes* (Larve mit voller Extremitätenzahl, das letzte Beinpaar hatte noch das Aussehen ungegliederter stumpfer Kegel) fand ich die entsprechenden Zellen auch auf den in die Beine hereintretenden Darmdivertikeln. Das Darmdivertikel der sechsten Extremität war im Verlauf der letzten drei Glieder von vier Zellen umgürtet. Der Körper einer jeden solchen Zelle liegt auf der Seitenwand des Divertikels, wobei er auf dessen Bauch- und Rückenfläche je einen ventralen und einen dorsalen Fortsatz aussendet. Diese Fortsätze verästeln sich dichotomisch. Es ist von Interesse, daß der Darm an der Stelle, wo



Textfig. I.

Chaetonymphon; eine Darmnervenzelle, den Darm umschlingend, von der Rückenseite gesehen. Dasselbe Exemplar wie in der Fig. 24. Oc. IV, Obj. Reichert Nr. 3.

sich diese Zellen befinden, etwas eingeschnürt ist (Fig. 19). Das Ganze macht den Eindruck, als hätten wir glatte Muskelfasern vor uns, welche den Darm zusammenpressen. Auf dem betreffenden Präparat konnte ein Zusammenhang der beschriebenen Zellen mit den Extremitätennerven nicht festgestellt werden. Demnach kann ich auch den nervösen Charakter der beschriebenen Zellen nicht mit voller Bestimmtheit behaupten, und füge sie nur provisorisch zum Nervensystem an.

Bei einem andern Exemplar von *Nymphon grossipes* habe ich auf dem Darmdivertikel des fünften Extremitätenpaares eine den soeben beschriebenen sehr ähnliche Zelle gesehen, welche von ihrem Körper eine zweifellose Nervenfaser zum dorsalen Nerv der Extremität aus-

sandte. Diese Tatsache spricht sehr zugunsten der Zugehörigkeit der verzweigten, auf der Oberfläche des Darmes zerstreuten Zellen zu dem Nervensystem.

Schließlich muß ich im Zusammenhang mit den soeben beschriebenen Zellen auch noch auf Nervenelemente etwas andrer Art hinweisen, welche ich an der Oberfläche des Darmes bei Larven von *Chaetonymphon* beobachtet habe, bei denen außer den drei vorderen Extremitätenpaaren schon die kegelförmigen Anlagen der nächsten zwei Paare zu sehen waren (Fig. 8). Der Darm ist bei solchen Larven noch sehr reich an Dotter und erfüllt das ganze Innere des Körpers in Gestalt eines kompakten Sackes. Auf der Oberfläche des Darmes liegen hier und da, paarweise oder zu dreien, bipolare Nervenzellen zerstreut. Der eine der Fortsätze einer jeden Zelle ist nach der Dorsalseite gerichtet, während alle Zellen mit dem andern Fortsatz nach der Ventralseite des Körpers gerichtet sind, wo sich das Centralnervensystem befindet. Die ventralen Fortsätze konnten weit nach der Ventralseite hin verfolgt werden, doch war es mir nicht möglich, den unmittelbaren Eintritt derselben in die Ganglien zu beobachten. Es ist schwer zu entscheiden, ob diese Zellen den sechs verzweigten Zellen analog sind, welche auf dem Darm der Larven von *Nymphon strömii* liegen.

Vergleichung des peripheren Nervensystems der Pantopoden mit demjenigen der übrigen Evertebraten. Das sensible Nervensystem des Integuments ist nach dem gleichen allgemeinen sehr einfachen Typus gebaut, wie bei der Mehrzahl der übrigen Evertebraten, und speziell bei den Arthropoden. Die zahlreichen Arbeiten von Allen [2], Bethe [3], vom Rath [11], Retzius [12, 13, 14, 15] u. a. haben das Vorhandensein von bipolaren Sinneszellen an der Basis der Härchen bei den verschiedenartigsten Arthropoden (Crustacea, Myriapoda, Insecta, Arachnoidea) erwiesen. Der distale Fortsatz dieser Zellen verläuft ohne Bildung von Verästelungen nach dem Sinneshaare, während der proximale Fortsatz sich bis in das Ganglion selbst des Centralnervensystems verfolgen läßt. Nach seinem Eindringen in das Ganglion teilt sich dieser Fortsatz T-förmig und zerfällt sodann in kleine Ästchen. Den gleichen Charakter besitzen, wie dies aus deren Beschreibung hervorgeht, auch die sensiblen Endigungen bei den Pantopoden. Was die Einzelheiten des Baues betrifft, so ist darüber folgendes zu bemerken: 1) Erstens nimmt vom Rath an [11], daß bei vielen Arthropoden (*Apus*, *Branchipus*, *Asellus*, *Niphargus*) alle Haare der Körperoberfläche, mit Ausnahme der Drüsenhaare, einen sensiblen Charakter besitzen.

Bei den Larven der Pantopoden können bipolare sensible Zellen nicht nur an der Basis verschiedener Dornen und Haare liegen, sondern auch unmittelbar in den distalen Enden der Beine. So enthalten z. B. bei der sechsbeinigen Larve die Endglieder der Beine, welche sich an dem ersten Paare in den beweglichen Ast der Chelae, bei den nachfolgenden Beinen dagegen in die Hauptkralle des Beinendes verwandeln, dennoch sensible Elemente, obgleich sie noch keine Dornen tragen. In die Kategorie derartiger, nicht mit Dornen im Zusammenhang stehenden bipolarer Zellen gehören auch die drei Zellen, deren distale Fortsätze frei auf der vorderen Oberfläche der drei Schnabelantimere enden. Unter den Dornen, welche in großer Anzahl auf dem Körper der *Chaetonymphon*-Larven in den auf das sechsbeinige folgenden Stadien auftreten, können solche von rein drüsigem Charakter, welche niemals Nervenzellen enthalten und anderseits sensible Dornen unterschieden werden. Zu den ersteren gehören unter andern die großen, einzeln auf dem ersten Glied einer jeden Extremität der sechsbeinigen Larve sitzenden Dornen. Der drüsige Charakter dieses Dornes auf den Extremitäten des ersten Paares war schon längst klar geworden, indem dieser Dorn von dem einen Kanal der Spinndrüse durchsetzt ist. Was nun die entsprechenden Dornen der Extremitäten des zweiten und dritten Paares betrifft, so hat Meisenheimer [9] zuerst an deren Basis kleine Drüsen konstatiert.

An der Basis der sensiblen Dornen befindet sich stets eine bipolare Nervenzelle. Zu derartigen sensiblen Dornen gehören sowohl die Dornen der Chelaeäste, als auch die zahlreichen, auf den Gelenken der Beine sitzenden Dornen, endlich auch die supplementären Krallen an den Beinenden.

2) Die Frage über das Vorhandensein freier Nervenendigungen in der Haut. Diese Frage kann in bezug auf die Arthropoden als im verneinenden Sinne beantwortet gelten. Retzius, welcher zuerst angeblich freie, verästelte Nervenendigungen bei den Crustaceen gefunden hatte, wurde durch eine ganze Reihe von Forschern widerlegt; es sind dies vom Rath [11], Allen [2], Bethe [3], mit denen sich Retzius in seiner späteren Arbeit über die Crustaceen [14] auch durchaus einverstanden erklärt hat.

Dagegen ist die Anwesenheit von pseudofreien Endigungen, wenn man sich so ausdrücken darf, in den Haaren einiger Crustaceen zweifellos nachgewiesen worden. Vom Rath [11] hat bipolare Sinneszellen beschrieben, welche sehr tief unter der Haut liegen, so daß ihr distaler Fortsatz eine große Länge erreicht und als eine freie Nervenendigung

angenommen werden kann. Bei den Pantopoden kommen derartige sensible Elemente nicht vor.

3) Die Frage, ob die distalen Fortsätze der bipolaren Zellen in das Innere der Haare und Dornen eintreten, oder ob sie an der Basis dieser letzteren endigen. Bei den verschiedenen Arthropoden sehen wir, daß der Charakter der Endigungen in dieser Beziehung variiert. Die meisten der Autoren, welche über Crustaceen gearbeitet haben, beschreiben einen Verlauf der distalen Fortsätze der Sinneszellen bis an das Ende selbst des ihnen entsprechenden Dornes. Retzius [14] findet bei den Crustaceen zwei Arten von Endigungen. In dem einen Fall (*Astacus*, *Palaemon*) endigt der distale Fortsatz der bipolaren Zelle unterhalb der Basis des Sinneshaares, indem eine dicke, die Basis des Haares verschließende chitinöse Kuppel den Eintritt des Fortsatzes in das Haar unmöglich macht. Im Gegensatz hierzu hat der gleiche Autor bei den Copepoda das Eindringen des distalen Fortsatzes fast bis zu der Spitze des Haares beobachten können.

Bei den Pantopoden zeigt die Endigung in den sensiblen Dornen der Extremitäten den zuletzt erwähnten Charakter. Der allmählich immer dünner werdende distale Fortsatz der bipolaren Zelle kann in seinem Verlauf bis in das Innere des Dornes verfolgt werden, wenn auch nicht bis an dessen äußerste Spitze (Fig. 9). In jenen seltenen Fällen, wo es mir gelungen ist, bipolare Zellen unter den gabelförmigen Borsten zu beobachten, welche auf dem Rumpf der sechsbeinigen Larve von *Nymphon* zerstreut sitzen, habe ich sehen können, daß der distale Fortsatz der Sinneszelle dicht unterhalb der Basis der Borste endigt. Dies ist denn auch ganz begreiflich, da die Borsten keinen protoplasmatischen Inhalt enthalten.

Was die motorischen Nervenendigungen betrifft, so erinnern dieselben dem konischen, zeltförmigen Charakter des Endplättchens nach am meisten an die Doyerschen Hügel der motorischen Nervenfasern bei den Insekten.

Viel schwieriger ist es den von mir an der Darmoberfläche der Pantopodenlarven entdeckten Nervenelementen analoge Gebilde bei anderen Arthropoden zu finden.

Die neuesten Angaben in der Frage über das sympathische Nervensystem der Arthropoden, und zwar speziell der Crustaceen, finden wir in der Arbeit von Alexandrowicz [1]. Dieser Autor fand in der Darmwand von *Astacus* zweierlei Art von Ganglienzellen.

1) Unzweifelhafte bipolare Nervenzellen, welche gleichmäßig über die ganze Oberfläche des Darmes zerstreut liegen. Der eine Fortsatz

solcher Zellen ist nach dem Lumen des Darmes gerichtet und dringt zwischen die Epithelzellen hinein, indem er an der inneren Darmoberfläche frei endigt; der andere, proximale Fortsatz der Zelle verläuft zur äußeren Darmoberfläche, wo er sich mit den Fortsätzen der übrigen Zellen zu einem gemeinsamen Bündel vereinigt.

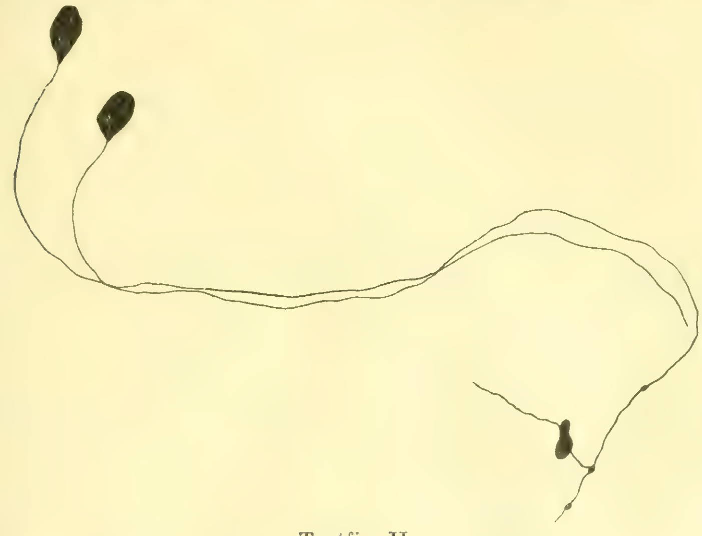
Meiner Ansicht nach haben wir es im gegebenen Fall mit gewöhnlichen bipolaren Sinneszellen zu tun, welchen derselbe Charakter zukommt, wie den in dem Integument befindlichen. Es ist dies um so wahrscheinlicher, als dieselben von Alexandrowicz in den ektodermalen Teilen des Darmes konstatiert wurden, d. h. in den in das Innere des Körpers eingestülpten Ektodermbezirken. Von den durch mich bei den Pantopoden entdeckten Zellen könnten am ehesten die Sinneszellen des Schnabelendes von *Chaetonymphon* mit den Zellen von Alexandrowicz verglichen werden, besonders aber diejenigen von *Pycnogonum*. Bei den Pycnogonumlarven endigen die distalen Fortsätze dieser Zellen nicht an der vorderen Fläche der Schnabelantimere, wie dies bei *Chaetonymphon* der Fall ist, sondern an der inneren Wandung des vorderen Abschnittes der Speiseröhre (Fig. 10).

2) Bezüglich der zweiten Art der von ihm in der Darmwand gefundenen Zellen, ist Alexandrowicz noch unschlüssig, ob denselben ein nervöser Charakter zukommt, und gibt ihnen daher den indifferenten Namen von »sternförmigen Zellen« (bei *Astacus*). Es sind dies etwas komprimierte, unregelmäßig gestaltete Zellen, welche unmittelbar unter dem Darmepithel liegen und fünf bis zehn Fortsätze nach allen Seiten hin aussenden. Schließlich neigt der Autor zu der Ansicht, daß diese Elemente Bindegewebszellen darstellen, gleich denen, welche Bethe unter dem Namen von Nervenzellen unter dem Integument von *Astacus fluviatilis* beschrieben hat. Jedenfalls gleichen weder die einen noch die anderen der von Alexandrowicz beschriebenen Zellen den weiter oben von mir bei den Pantopoden geschilderten. Dazu liegen die von mir gefundenen Zellen an dem entodermalen Teil des Darmes, dem Mitteldarm.

Angaben über irgend welche andere Elemente, welche mit den oben beschriebenen verglichen werden könnten, sind mir nicht bekannt. Die an der Oberfläche des Darmes der Pantopodenlarven liegenden Nerven(?)zellen besitzen demnach einen eigenartigen Charakter; von besonderem Interesse ist dabei die anfangs metamere Anordnung dieser Zellen im Körper des Tieres. Ich halte es nicht für genügend begründet, mich bezüglich der Funktion dieser Elemente in irgend einer Weise auszusprechen.

Centralnervensystem der Pantopodenlarven. Was den feineren Bau der Ganglien, sowie den Charakter der Zellen betrifft, aus denen dieselben bestehen, so liegen mir darüber nur ganz dürftige Befunde vor. Alle Zellen, welche ich im Inneren der Ganglien mit Hilfe von Methylenblau differenzieren konnte, waren unipolar. Der Zellkörper liegt gewöhnlich näher der Peripherie des Ganglions, während sein einziger nervöser Fortsatz nach dem Centrum des Nervenknotens gerichtet ist.

Von den drei durch BETHE [4, S. 26] für das Centralnervensystem der Evertebraten aufgestellten Typen von Ganglienzellen, konnte ich Zellen des 2ten und 3ten Typus bemerken. Und zwar treten am zahl-



Textfig. II.

Chaetonymphon. Commissurale Nervenzellen im Ganglion einer Larve. Die vertikale Linie bezeichnet die Grenze zwischen der rechten und der linken Seite des Ganglions.

reichsten Nervenzellen auf, deren Fortsätze, indem sie auf ihrem Wege Seitenäste abgeben, nach der Neuropyle verlaufen und durch diese hindurch aus dem Ganglion austreten. Auf Grund zahlreicher, durch verschiedene Autoren angestellter Beobachtungen an Crustaceen — besondere Beachtung verdient darunter die Arbeit von ALLEN [2] — wird man annehmen können, daß wir es hier mit motorischen Zellen zu tun haben, deren Fortsätze nach den Muskeln verlaufen. Die zweite Art der von mir beobachteten Zellen gehört wahrscheinlich zu den commissuralen Zellen. Der nervöse Fortsatz der in der rechten Hälfte des Bauchganglions liegenden Zelle geht in die linke Hälfte dieses

Ganglions über und gibt dort Seitenäste ab (Textfig. II). Der Fortsatz erstreckt sich augenscheinlich auch noch weiter, doch ist es mir nicht gelungen, seinen genauen Verlauf festzustellen.

Drüsen.

Unsere Kenntnisse des Drüsensystems der sechsbeinigen Pantopodenlarven wurden durch Meisenheimer [9] bedeutend vervollständigt, welcher eine ganze Reihe neuer Drüsen in den Extremitäten entdeckt hat. Bei dem Studium der sechsbeinigen Larven von *Nymphon strömii* hatte ich Gelegenheit, das Verzeichnis der Drüsen noch weiter zu ergänzen und mit Hilfe der intravitalen Färbungsmethode die Anordnung der Hautdrüsen auf der Oberfläche des Larvenkörpers festzustellen.

1) Drüsen der basalen Extremitätenglieder. Meisenheimer beschreibt vor allem die einander homologen Drüsen aller drei Extremitätenpaare, welche in dem Basalglied eines jeden Beines liegen und durch einen langen Ausführgang an der Spitze des beweglichen, an der Außenseite des Basalgliedes sitzenden Dornes nach außen münden. In dem ersten Extremitätenpaar sind diese Drüsen außerordentlich stark entwickelt und schon lange bekannt. Es sind dies gleichsam Spinndrüsen, deren im Wasser erstarrendes Sekret dazu dient, die Larve am Körper der Eltern zu befestigen.

Bei den Larven von *Nymphon strömii* besteht eine jede solche Drüse (Fig. 22) aus zwei sehr großen, birnförmigen, dicht beieinander liegenden Zellen. Die zugespitzten Enden der Zellen sind nach der Basis des langen Dornes des Basalgliedes gerichtet. In dem erweiterten Teil der Drüsenzelle ist ein durchsichtiger Kern zu sehen. Ein großer Teil des Zellkörpers ist dicht mit kleinsten, runden Körnchen angefüllt. Sowohl diese Körnchen, wie auch die Ausscheidung der Zellen, die Spinnfäden, lassen sich weder durch Neutralrot, noch durch Methylenblau, Nilblau, Bismarckbraun oder Lacca musci intravital färben. Bei in Alkohol fixierten Larven lassen sich die Spinnfäden mit Eosin sehr intensiv färben.

Das zugespitzte Ende einer jeden Zelle enthält eine Höhle, welche ihrer Gestalt nach die Konturen der Zelle selbst in verkleinertem Maßstabe wiedergibt. Im Inneren der Höhle ist eine zarte Strichelung zu bemerken, hervorgerufen durch feinste Fädchen oder Ströme des Sekretes, welche nach dem zugespitzten Ende der Zelle gerichtet sind. Hier verschmelzen die Höhlungen beider Zellen zu einem gemeinsamen Kanal, welcher bis zu der Spitze des Dornes des Basalgliedes verläuft

und hier durch eine Öffnung nach außen mündet. Der Inhalt des Kanales, wie auch das bereits durch den Dorn ausgetretene Sekret, ist durchaus homogen, ohne die geringste Strichelung.

Bei *Nymphon strömii* und *Pycnogonum litorale* machen die Larven nur wenig Gebrauch von dem Spinndrüsensekret, um sich an dem Körper des sie tragenden erwachsenen Tieres zu befestigen; diese Larven kriechen öfters frei an der Oberfläche des Eiklumpens herum. Die Larven von *Chaetonymphon spinosum* dagegen, dessen Eier sehr viel Dotter enthalten, sind wenig beweglich und bleiben lange Zeit hindurch (bis zu der Bildung aller Extremitätenpaare) vermittelst der Spinnfäden an dem Körper des erwachsenen Tieres aufgehängt. In diesem angehefteten Zustand erfolgen auch ihre zahlreichen Häutungen. Dabei fällt die Cuticula von dem ganzen Körper, mit Ausnahme des ersten Beinpaares gänzlich ab, während sie sich von diesem letzteren wie ein festes Futteral gleich einem Handschuh von der Hand herabschiebt und an dem Spinnfaden hängen bleibt, durch welchen die Larve an den Eierträgern des erwachsenen Tieres befestigt ist. Dabei ist der Spinnfaden durch den Dorn des von dem Bein abgegangenen cuticulären Handschuhs hindurchgezogen. Während der aufeinanderfolgenden Häutungen sammelt sich auf dem Spinnfaden eine ganze Reihe von Handschuhen von immer mehr anwachsender Größe an, auf Grund deren man die Zahl der erfolgten Häutungen bestimmen kann. Derartige Larven haben ein sehr eigenartiges Aussehen.

Den soeben beschriebenen entsprechende Drüsen wurden zuerst von Meisenheimer auch in den Basalgliedern des zweiten und dritten Beinpaares aufgefunden. Sie sind hier indessen viel schwächer entwickelt, wobei eine jede derselben das Aussehen eines kleinen Häufchens von Zellen hat, welches einen dünnen Ausfuhrgang nach dem Dorn des Basalgliedes entsendet.

Bei den Larven von *N. strömii* habe ich diese Drüsen nicht beobachtet. Ich vermute indessen, daß sie meiner Aufmerksamkeit einfach entgangen sind. Diese Annahme wird auch durch den Umstand bestätigt, daß die Dorne des zweiten und dritten Beinpaares, gleich denen des ersten, an ihrer Basis niemals eine bipolare Nervenzelle aufweisen; sie haben demnach in keinem Fall einen sensiblen Charakter, sondern repräsentieren höchstwahrscheinlich Dorne, welche Ausführgänge von Drüsen enthalten.

2) Scherendrüsen. Wiederum war es Meisenheimer, der zuerst bei der sechsbeinigen Larve von *Ammothea echinata* eine mehrzellige Drüse beschrieben hat, welche in dem ersten Extremitätenpaar liegt

und an der Spitze des beweglichen Scherenastes nach außen mündet. Eine äußere Öffnung hat MEISENHEIMER übrigens nicht völlig sicher feststellen können.

Bei den Larven von *N. strömii* konnte ich nicht nur das Vorhandensein einer ebensolchen Drüse konstatieren, sondern ich habe hier auch noch eine andere, ihr ganz ähnliche Drüse gefunden, deren Ausmündung an der Spitze des unbeweglichen Scherenastes liegt (Fig. 22).

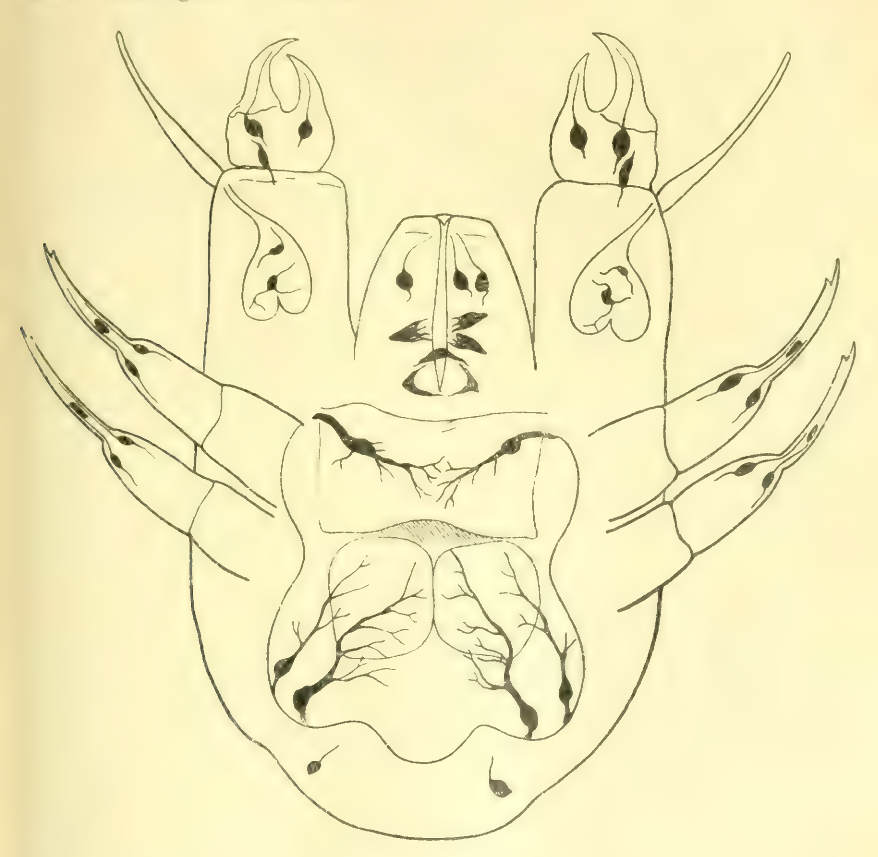
Eine jede dieser Drüsen hat die Gestalt eines länglichen, dunklen Säckchens, dessen beträchtlichster Teil in dem Basalglied der ersten Extremität liegt. Auf dem dunklen Grunde der Drüse scheinen die zahlreichen Kerne der Drüsenzellen hindurch. Eine jede Zelle entsendet einen dünnen Ausführgang nach dem Ende des Scherenastes. Die Gesamtheit aller dieser Ausführgänge bildet ein ziemlich dickes Bündel, welches die Extremität durchzieht (Fig. 17 und 22). An den Enden beider Scherenäste verschmelzen die Ausführgänge miteinander und münden durch eine kleine, gemeinsame Pore nach außen. Diese Pore (Fig. 17) liegt an dem beweglichen Scherenast nicht am äußersten Ende des Astes, sondern etwas von demselben entfernt, an der äußeren Fläche desselben.

Die Zellen der Drüsen enthalten zahlreiche runde Körnchen, deren Größe diejenige der in den Zellen der Spinndrüsen enthaltenen Körnchen etwas übertrifft. Diese Körnchen treten auch in die Ausführgänge der Zellen über. Es ist von Interesse, daß man auf dem Verlauf der Gänge die allmähliche Verwandlung der erwähnten Körner in flüssiges Sekret beobachten kann. In dem proximalen, der Zelle zunächst liegenden Abschnitt des Ausführganges ist dessen Lumen von deutlichen, scharf umgrenzten Körnchen eingenommen, welche in einer Reihe angeordnet sind. Nach dem distalen Ende des Ganges zu werden die Umrisse der Körnchen immer undeutlicher und die Körnchen selbst gleichsam heller. Endlich verschwindet in dem der Austrittsöffnung zunächst liegenden Abschnitt des Ganges jegliche Körnelung und sein Inhalt nimmt ein längsgestricheltes Aussehen an (Fig. 17). Dieser Umstand läßt sich meiner Ansicht nach durch den allmählichen Übergang der Körnchen in den gelösten Zustand und durch die Bildung von Strömungen des flüssigen Sekretes erklären.

Der Inhalt der Scherendrüsen wird durch die Einwirkung der schon früher angeführten intravitalen Färbemittel nicht gefärbt. Eine schwache Färbung des sackförmigen Drüsenabschnittes läßt sich nur durch Anwendung von Neutralrot erzielen.

3) Hautdrüsen. Die in großer Anzahl unter der Cuticula der

Larven, wie auch namentlich unter derjenigen der erwachsenen Pantopoden liegenden Hautdrüsen treten bei der intravitalen Färbung mit Neutralrot ungewöhnlich scharf zu Tage (Fig. 20—22). Methylenblau gibt etwas schwächere Resultate, da durch dasselbe außer den Drüsen und den Körnchen der Hypodermiszellen auch die Muskeln und Nervenfasern stark gefärbt werden.



Textfig. III.
Schema der Verteilung der Sinneszellen und Darmnervenzellen bei einer sechsbeinigen Pantopodenlarve.

Nach Dohrns Beschreibung [5] besteht eine jede Drüse aus vier großen Zellen; der Inhalt von dreien derselben ist gänzlich farblos und besteht aus dicht aneinander gedrängten Kügelchen, während die vierte mit ebensolchen, aber gefärbten oder stark lichtbrechenden Kügelchen angefüllt ist. Die Zellen stehen durch eine gemeinsame, ovale, von zwei Lippen begrenzte Öffnung mit dem äußeren Medium

in Verbindung. Nach den Zeichnungen von Dohrn zu urteilen, ragen diese Lippen indessen nicht über die Oberfläche des Körpers hervor.

Ich habe die Hautdrüsen der sechsbeinigen Larven von *Nymphon strömii* und *Pycnogonum litorale* untersucht und dabei nachstehende Abweichungen von den von Dohrn beschriebenen Drüsen gefunden. Eine jede Drüse besteht aus einem einzigen, ganzen, runden oder ovalen Säckchen, nicht aber aus vier Zellen. Es kann dies entweder darauf zurückzuführen sein, daß sich durch die Wirkung des Neutralrots nur eine, mit Einschlüssen dicht angefüllte Zelle der Drüse gefärbt hat, oder aber darauf, daß die betreffenden Drüsen bei den Larven noch einzellig sind. Letztere Annahme scheint mir die wahrscheinlichere zu sein. Ferner hatte die äußere Öffnung der Zelle nicht etwa die Gestalt einer einfachen ovalen Pore, sondern diejenige einer Längsspalte, welche von zwei cuticulären, sich hoch über die Oberfläche des Körpers in der Art eines Kragens erhebenden Wülsten eingefaßt ist. Der Inhalt der Drüsenzelle besteht aus zahlreichen großen Tropfen, welche dicht aneinander liegen und dem Zellkörper ein wabiges Aussehen verleihen. Während der Inhalt eines Teiles der Tropfen farblos bleibt, färbten sich die übrigen Tropfen ziegelrot in den verschiedensten Nuancen dieser Farbe (Fig. 21).

Eine jede Zelle enthielt drei bis vier grellrote Tröpfchen und eine verschiedene Anzahl von rosa oder hellrosa gefärbten oder ganz farblosen Tröpfchen. Diese Tröpfchen stellen zweifelsohne das Sekret der Drüse auf verschiedenen Bildungsstadien dar.

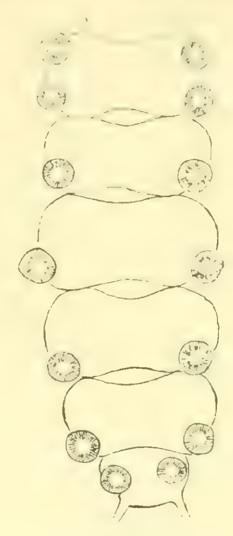
Bei den erwachsenen Pantopoden liegen die Hautdrüsen unregelmäßig über die Körperoberfläche zerstreut. Bei den Larven dagegen sind die Drüsen (oder wenigstens die Mehrzahl derselben) streng regelmäßig angeordnet und zwar paarweise, symmetrisch auf der rechten und linken Seite des Körpers.

Genauer habe ich die Anordnung der Drüsen von *Nymphon strömii* feststellen können. Betrachtet man eine Larve von der Bauchseite, so zeigt das Drüsensystem folgendes Bild (Fig. 22). Erstens ist je eine Drüse in dem ersten (basalen) und zweiten Gliede einer jeden Extremität enthalten. Diese Drüsen liegen an dem distalen Ende des Gliedes. An den Extremitäten des ersten Paares liegen die Drüsen näher zur äußeren Seite des Gliedes; in dem ersten Glied befindet sich die Drüse an der Basis des Spinndornes, im zweiten dagegen an der Basis des beweglichen Scherenarmes.

Außer diesen Drüsen der Extremitäten befinden sich an der Bauchseite des Larvenkörpers selbst noch zwei Drüsenpaare. Das eine der-

selben liegt unmittelbar hinter der Basis des dritten Extremitätenpaares, die andere an dem hinteren Körperende, zu beiden Seiten des hinteren Darmabschnittes.

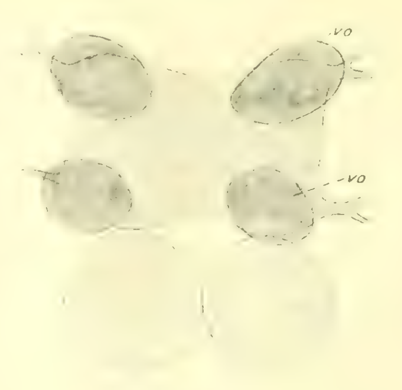
An der Rückenfläche des Larvenkörpers sind die Drüsen viel zahlreicher. Die beständigsten unter ihnen sind folgende (Fig. 21): 1) ein Drüsenpaar zu beiden Seiten der Augen, sozusagen an den Schultern des ersten Extremitätenpaares. 2) Ein Drüsenpaar an den Rändern des Körpers, zwischen der Basis des zweiten und derjenigen des dritten Beinpaares. 3) Ein Drüsenpaar an dem hinteren Körperende, oberhalb der entsprechenden Drüsen der Bauchseite.



Textfig. IV.
Chaetonymphon; Larve mit voller Extremitätenzahl. Die Anordnung der Ventralorgane unter den Ganglien der Bauchkette. Oc. IV; Obj. Reichert Nr. 3.

Außerdem sind noch mehrere Paare von Hautdrüsen in dem centralen Teil des Rückens vorhanden. Diese Drüsen sind ebenfalls paarweise angeordnet; ihre genauere Verteilung habe ich nicht feststellen können.

Die Anzahl und Lage der Drüsen variiert bei den verschiedenen Species; so habe ich mich z. B. bei den Larven von *Pycnogonum* von dem Fehlen des ventralen Drüsenpaares am hinteren Körperende überzeugen können. Der übrige Teil des Drüsensystems der Larven von *Pycnogonum* ist von mir nur auf der Rückenseite genauer untersucht worden (Fig. 20).



Textfig. V.
Zwei Paar Ventralorgane (*vo*) bei einer sechsbeinigen Larve von *Nymphon strömii.*

Die regelmäßige Anordnung der Hautdrüsen bei den Larven war bisher noch von niemandem beschrieben worden.

4) Ventralorgane. Bei den Larven von *Chaetonymphon spinosum* habe ich noch eine Art von Hauteinstülpungen gefunden, welche auf Grund ihrer Entstehungsweise und ihrer Beziehungen zu dem Nerven-

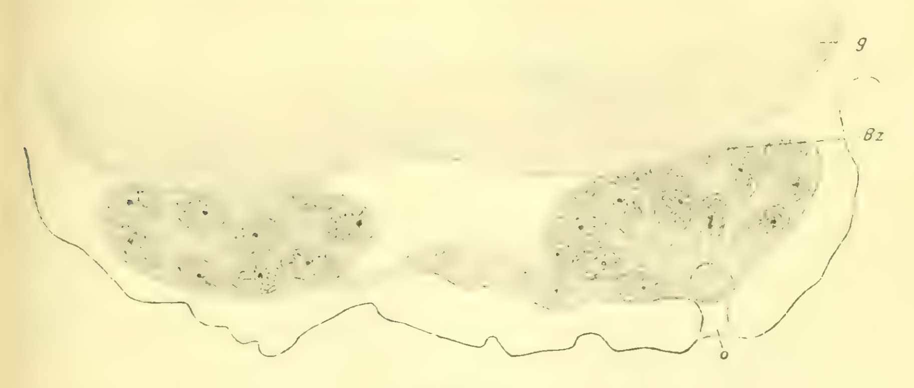
system außerordentlich an die Ventralorgane von *Peripatus* erinnern. Ich bezeichne dieselben daher ebenfalls als Ventralorgane, muß aber dazu bemerken, daß sich diese Gebilde von dem durch MORGAN [10] bei der Entwicklung der Pantopoden beschriebenen Ventralorganen beträchtlich unterscheiden. Während die Ventralorgane von MORGAN nichts anderes darstellen, als Anlagen der Ganglien der Bauchkette, welche durch Einstülpung des Ektoderms entstehen, stehen die Organe bei *Peripatus*, sowie die von mir gefundenen zwar in nächster Beziehung zum Nervensystem, stellen aber dennoch von diesem letzteren unabhängige, selbständige Gebilde dar.

Färbt man Larven von *Chaetonymphon* mit Neutralrot, Bismarckbraun oder am besten mit Methylenblau, so bemerkt man an deren Bauchseite, unter den Ganglien, streng metamer angeordnete, paarige, runde Gebilde (Textfig. IV). Ihre Zahl entspricht der Zahl der Ganglienpaare. So besitzen Larven mit der vollen Extremitätenzahl sieben Paare von Ventralorganen. Zwei Paare befinden sich unter dem ersten, doppelten Ganglion der Bauchkette, welches Nerven nach dem zweiten und dritten Beinpaar entsendet. Vier Paare der Ventralorgane entsprechen den vier Gehbeinen, das letzte Paar liegt unter den Abdominalganglien. In einigen Fällen schien es mir sogar, als lägen unter den Abdominalganglien zwei Paare von Ventralorganen, doch kann ich dies nicht mit voller Gewißheit behaupten.

Ein jedes dieser Organe hat, am lebenden Objekt betrachtet, das Aussehen eines unter der Haut liegenden runden Körpers. Der periphere Teil des Organs ist (bei Färbung mit Methylenblau) infolge der zahlreich in ihm enthaltenen blauen, körnigen Einschlüsse blau gefärbt. Diese Einschlüsse liegen nicht selten reihenweise längs von dem Centrum des Organs in radial auslaufenden Linien angeordnet. Der mittlere Teil des Organs enthält keine Körner und erscheint daher hell. Bei tiefer Einstellung des Tubus ist deutlich zu bemerken, daß sich im Centrum des Organs eine Höhlung befindet, welche denn auch den Eindruck einer hellen centralen Scheibe hervorruft. Bei hoher Einstellung des Tubus (und Betrachtung der Larve von der Bauchseite) kann man bei allmählicher Annäherung an die Cuticula bemerken, daß die erwähnte Höhlung des Organs in einen engen Kanal übergeht. An den vorderen drei Paaren von Ventralorganen habe ich beobachtet, daß dieser Kanal an der Spitze der kurzen, stumpfen Dornen oder der Höckerchen endigt, welche an der Bauchfläche des Körpers über der Mitte der erwähnten Ventralorgane liegen. Über den andern vier Paaren sind derartige Dornen nicht beobachtet worden.

Auf Totalpräparaten erscheinen die Ventralorgane demnach als flache, wenig große Einstülpungen des ventralen Integuments des Tieres, welche unterhalb der Ganglien der Bauchkette liegen und vermittelst eines kurzen, dünnen Kanales nach außen münden. Dieses Bild der Drüsen wird auch durch das Studium von Querschnittsserien durch Larven von *Chaetonymphon* bestätigt.

Bei Larven mit der vollen Extremitätenzahl, wie auch unter den vorderen Ganglien von Larven, bei denen die beiden letzten Beinpaare noch nicht völlig ausgebildet sind, hat ein jedes Ventralorgan (Textfig. VI) das Aussehen eines kleinen, runden Säckchens, welches vermittelst eines kurzen Kanälchens mit dem äußeren Medium in Verbindung steht. Das Säckchen liegt unterhalb des entsprechenden Ganglions und besteht aus zweierlei Arten von Zellen. Es ist erstens aus hohen cylindrischen Zellen zusammengesetzt, welche in einer



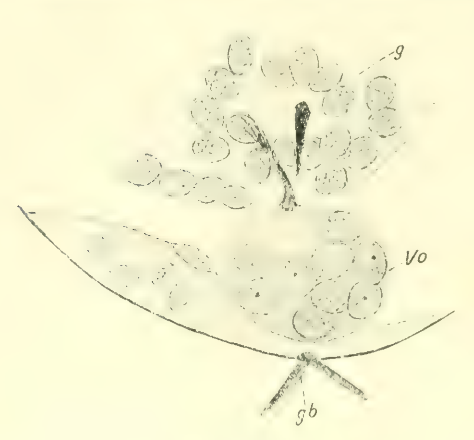
Textfig. VI.

Querschnitt durch eine Larve von *Chaetonymphon*. *G*, Ganglion; *Bz*, Belagszellen der Ventralorgane; *o*, Öffnung des Ausführkanals des Ventralorgans. Oc. IV, Obj. ZEISS hom. Imm. 1/12.

Schicht angeordnet sind und mit ihren Enden von der Peripherie des Organs nach dem inneren Ende seines Ausführganges gerichtet sind. Zweitens sind an der Peripherie des Säckchens, zwischen den Basen der obenerwähnten Zellen, hier und da andere, flache (Textfig. VI) Zellen zu bemerken, welche ich Belagszellen nennen will. Der ausführende Kanal ist gerade, kurz und mit Chitin ausgekleidet, welches eine Fortsetzung der den ganzen Körper umhüllenden Cuticula bildet. An seinem inneren Ende mündet er in eine kleine Höhle, welche nur in seltenen Fällen gut zu sehen ist. Nach dieser Höhlung zu sind nun die hohen Zellen des Säckchens gerichtet. Die äußere Öffnung des Ausführganges liegt auf einem kleinen Vorsprung der Cuticula. In

gewissem Zusammenhang mit den Ventralorganen stehen augenscheinlich die bei den Larven auf der Bauchfläche sitzenden gabelförmigen Borsten. Dieselben sind paarweise, streng metamer angeordnet, und dabei unmittelbar unter den Ventralorganen (Textfig. VII), etwas nach außen zu von den Ausführgängen dieser letzteren.

Bei den Larven von *Chaetonymphon* mit voller Beinzahl sind die Ventralorgane von den Bauchganglien durch das diese letzteren umhüllende Neurilemm streng abgesondert. Außerdem haben die Zellen dieser Organe auch einen anderen histologischen Bau als die Ganglienzellen. Ihr Protoplasma färbt sich viel intensiver mit Saffranin, als das Protoplasma der Nervenzellen, und, was die Hauptsache ist, die Zellkerne der Ventralorgane enthalten stets ein verhältnismäßig großes und deutlich sichtbares Kernkörperchen. In den Kernen der Ganglienzellen hingegen besitzt das Kernkörperchen, wenn ein solches überhaupt sichtbar ist, nur ganz geringe Dimensionen (Textfig. VII—IX).



Textfig. VII.

Querschnitt durch eine Larve von *Chaetonymphon*. *g*, Ganglion; *gb*, Gabelborste; *Vo*, Ventralorgan. Oc. IV; Obj. Zeiss hom. Imm. 1/12.

Endlich gelangen in den Zellen des Ventralorgans nicht selten karyokinetische Bilder zur Beobachtung, was bei den Ganglienzellen nicht der Fall ist.

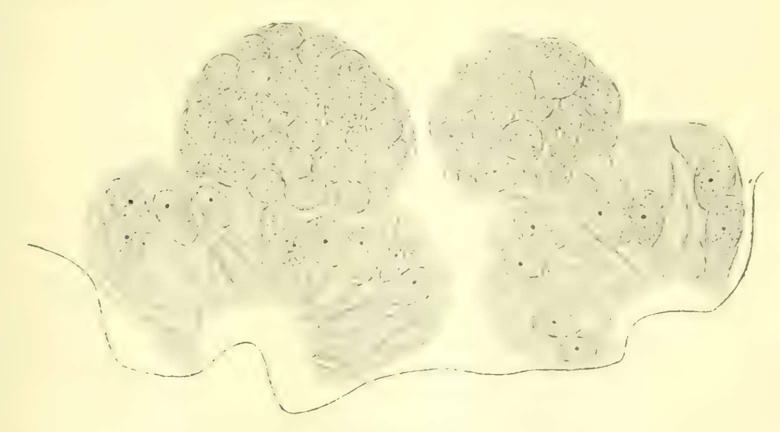
Die soeben beschriebene Abgesondertheit der Ventralorgane von den Bauchganglien kommt auch in der vorderen Hälfte des Körpers von *Chaetonymphon*-Larven zum Ausdruck, bei denen die beiden hinteren Extremitätenpaare noch das Aussehen ungegliederter kleiner Auswüchse des Körpers haben. In den hinteren Segmenten solcher Larven hingegen, welche dem sechsten und siebenten Extremitätenpaar entsprechen, sind andere Beziehungen zwischen den Ganglien und den Ventralorganen zu beobachten. Es ist von Interesse diese Beziehungen aufzuklären, indem in den hinteren Segmenten um diese Zeit die Ventralorgane erst angelegt werden, während sie in den vorderen Segmenten bereits annähernd ihr definitives Aussehen angenommen haben.

Erstens haben die Ventralorgane der dem sechsten und siebenten Beinpaare entsprechenden Segmente den Charakter noch sehr wenig tiefer Einstülpungen des Hypodermis, es sind dies Grübchen, welche von



Textfig. VIII.

Querschnitt durch eine Larve von *Chaetonymphon*. *g*, Ganglion; *Vo*, Ventralorgan; *Vst*, Verbindungsstelle des Ventralorgans mit dem Ganglion. Oc. IV; Obj. ZEISS hom. Imm. 1/12.



Textfig. IX.

Querschnitt durch die hintere Region einer Larve von *Chaetonymphon*. Die Ganglien sind noch nicht scharf von den Ventralorganen abgesetzt. Oc. IV; Obj. ZEISS hom. Imm. 1/12.

hohen Zellen begrenzt werden (Textfig. IX). Die cuticuläre Einstülpung endigt blind, so daß der Ausführgang der Organe noch nicht ausgebildet ist.

Zweitens liegen die Bauchganglien der entsprechenden Segmente den Ventralorganen so dicht an, daß man kaum unterscheiden kann, wo die einen derselben aufhören und die anderen beginnen. Es ergibt sich der Eindruck, als würde das Ganglion wie auch das Ventralorgan aus einer gemeinsamen Anlage — einer Einstülpung des Ektoderms — angelegt. Die Zellen dieser Anlage vermehren sich sodann, und während ihre tieferen Schichten das Ganglion entstehen lassen, werden die oberflächlichen, der Cuticula anliegenden Schichten zum Aufbau der Ventralorgane verwendet.

Auch im völlig ausgebildeten Zustande behalten die Ventralorgane einen gewissen Zusammenhang mit den über ihnen liegenden Ganglien (Textfig. VII u. VIII). Auf Querschnitten kann man sehen, daß sich von der gemeinsamen Masse der Nervenfasern des Bauchganglions eine Gruppe von Fasern loslöst, welche sodann nach unten, zum Ventralorgan verläuft. Da, wo dieses letztere das Ganglion berührt, gehen die Fasern denn auch offenbar aus dem Ganglion in das Ventralorgan über. Der Übertritt der Fasern selbst ist nicht zu sehen, dagegen sind gewisse bandförmige, sich mit Saffranin intensiv färbende Gebilde deutlich zu bemerken, deren eines Ende in das Ganglion hereinragt, das andere Ende dagegen in das Ventralorgan (Textfig. VII, VIII). Einige Präparate rufen den Eindruck hervor, als bilde die Gesamtheit der erwähnten Bänder ein Futteral, unter dessen Schutz ein Nervenbündel aus dem Ganglion in das Ventralorgan übergeht. Um mich davon zu überzeugen, daß es sich im gegebenen Fall in der Tat um eine Innervation der Ventralorgane handelt, begann ich analoge, mit Saffranin färbbare Futterale in den Neuropylen, in der Umgebung der Basis der Extremitätennerven zu suchen. Ich überzeugte mich davon, daß solche hier fehlen, dafür gelang es mir aber den mit dem oben beschriebenen ganz übereinstimmenden Austritt der optischen Nerven nach den Augen der Larve zu beobachten (Textfig. X). Ganz ebenso können an der Stelle, wo das nach dem Auge verlaufende Nervenfaserbündel aus dem oberen Schlundganglion heraustritt, saffranophile Gebilde beobachtet werden, welche die den Austritt des Nervs aus dem Ganglion ermöglichende Öffnung einfassen. Da die miteinander verglichenen Bilder völlig übereinstimmen, halte ich mich für durchaus berechtigt daraus zu schließen, daß der Zusammenhang zwischen den Bauchganglien und den Ventralorganen in der unmittelbaren Innervation dieser letzteren durch erstere besteht.

Es ist von Interesse, daß die zu den Ventralorganen verlaufenden Nerven abgesondert von allen übrigen das Ganglion verlassenden

Nerven aus dem Ganglion heraustreten, und zwar wie dies schon früher beschrieben wurde, an dessen unteren Fläche.

Ganz ebensolche Ventralorgane habe ich auch bei Larven von *Nymphon grossipes* mit noch nicht völlig entwickelten beiden hinteren Beinpaaren beobachtet.

Was die jungen, sechsbeinigen Larven von *Nymphon strömii* und *Pycnogonum litorale* betrifft, so habe ich bei diesen keine typischen



Textfig. X.

Querschnitt durch den vorderen Teil einer *Chaetonymphon*-Larve. *g*, oberes Schlundganglion; *A*, Augenanlage; *Vst*, Verbindungsstelle der Augenanlage mit dem Ganglion. Oc. IV; Obj. ZEISS hom. Imm. 1/12,

Ventralorgane nachweisen können. Auch MEISENHEIMER hat bei den *Ammothea*-Larven nichts analoges beschrieben. Allein bei den Larven von *Nymphon strömii* habe ich an der unteren Seite des ersten (doppelten) Bauchganglions zwei Paare von Zellenanhäufungen (Textfig. V) gesehen, welche man ihrem Aussehen nach für kleine ergänzende Ganglien halten konnte. Auf Grund der Vergleichung mit *Chaetonymphon* und *Nymphon grossipes* sind diese Gebilde höchstwahrscheinlich nichts anderes, wie die ersten Anlagen von Ventralorganen. Eine Aufklärung

hierüber könnten die älteren Entwicklungsstadien geben, welche indessen leider noch ganz unbekannt sind.

Wir wollen nunmehr zu einer Vergleichung der von mir bei den Pantopodenlarven gefundenen Gebilde mit den typischen Ventralorganen von *Peripatus* übergehen, welche erstmals von KENNEL [8] beschrieben worden sind. Selbstverständlich bestehen zwischen diesen und jenen gewisse Unterschiede, welche hauptsächlich darin zum Ausdruck kommen, daß die Ventralorgane von *Peripatus* rein embryonale, provisorische Gebilde darstellen, während diejenigen der Pantopoden einen mehr spezialisierten Charakter besitzen, indem sie die Gestalt von Drüsen annehmen und eine gewisse Zeit hindurch funktionieren. Indessen ist die Übereinstimmung in der Ausbildung beider Arten von Gebilden eine so bedeutende, daß sie meiner Ansicht nach zu einer Homologisierung beider berechtigt.

In beiden Fällen haben wir metamer angeordnete, paarige Einstülpungen des Ektoderms der Bauchseite des Körpers vor uns. Bei den Pantopoden sind diese Einstülpungen tief und scharf ausgesprochen, bei *Peripatus* dagegen sehr unbedeutend. Übrigens haben die Ventralorgane des Kopfsegments von *Peripatus* die Gestalt eines tiefen Grübchens und erinnern auf Totalpräparaten sogar sehr an diejenigen der Pantopodenlarven (Textfig. VI). Es muß darauf hingewiesen werden, daß KENNEL [8] eine solche grübchenförmige Gestalt der Ventralorgane für mehr primitiv ansieht. Die Einstülpungen bestehen aus hohen Zellen, welche mit ihren Enden nach der Einstülpungshöhlung zusammentreten.

Der zweite Punkt in der Übereinstimmung besteht in dem engen Zusammenhang zwischen den Anlagen des Bauchnervensystems und denjenigen der Ventralorgane. Bei *Peripatus* tritt die Anlage der Bauchnervenkette und der Ventralorgane in Gestalt zweier kompakter, längsgerichteter Verdickungen oder Wülste der Epidermis auf. Erst später spaltet sich ein jeder dieser Wülste in einen tieferliegenden Teil, aus dem das Nervensystem hervorgeht und in eine oberflächliche Schicht, welche das Ventralorgan darstellt. Eine ähnliche Differenzierung aus einer gemeinsamen Anlage findet auch bei den Pantopodenlarven statt (vgl. S. 137—138).

Endlich bleibt sogar nach der obenerwähnten Spaltung in beiden Fällen ein gewisser Zusammenhang zwischen den Ganglien des Nervensystems und den Ventralorganen bestehen. Am besten läßt sich die Übereinstimmung beider Arten von Bildungen erkennen, wenn man die Zeichnungen von KENNEL mit den meinigen vergleicht.

Wenn die Ventralorgane der *Onychophora* und der *Pantopoda* homologe Gebilde sind, so wird man annehmen müssen, daß ihr primärer Charakter bei *Peripatus* schwächer ausgesprochen, gleichsam mehr verwischt ist, als bei den Pantopoden. Noch schwächer sind die Ventralorgane bei den Myriapoden entwickelt, wie dies aus der Beschreibung der Entwicklung von *Scolopendra* durch HEYMONS [6] zu ersehen ist. Bei *Scolopendra* haben sie die Gestalt von nur schwachen Verdickungen des Ektoderms, so daß HEYMONS ihnen keinerlei phylogenetische Bedeutung beimißt, indem er annimmt, daß die Ventralorgane einfach die Stellen angeben, wo sich die Nervenanlage von der Hypodermis ablöst.

Die Vergleichung mit den Entwicklungsstadien verschiedener anderer Pantopodenarten bietet uns die Möglichkeit die Ventralorgane bei dieser Gruppe von Tieren auf mehreren Stufen der Differenzierung zu studieren. Man kann diese Stufen in nachstehender Reihenfolge anordnen.

Bei der sechsbeinigen Larve von *Ammothea echinata* hat MEISENHEIMER [9] keinerlei Andeutungen von einer Bildung der Ventralorgane beobachtet. Ob dieselben bei dieser Form auf späteren Entwicklungsstadien auftreten, bleibt unaufgeklärt.

Bei den sechsbeinigen Larven von *Nymphon strömii* habe ich (vgl. S. 139) unter dem ersten Bauchganglion zwei Paare ektodermaler Verdickungen gesehen, welche ich für die erste Anlage der Ventralorgane halte.

Bei den Larven von *Pallene empusa* (mit Anlagen der drei ersten Paare von Gehbeinen) hat MORGAN [10] Ventralorgane von nachstehendem Charakter beschrieben.

Die Bauchganglien der *Pallene*-Larven werden in Gestalt ziemlich tiefer Einstülpungen der Hypodermis angelegt, deren Wandungen aus mehreren Schichten von Zellen bestehen. Die äußere Schicht dieser Zellen unterscheidet sich durch die bedeutendere Größe ihrer Kerne, sowie durch die radiäre Anordnung dieser Zellen um die Höhlung der Einstülpung, von den übrigen Zellen der Anlage. In den soeben erwähnten großen äußeren Zellen kann man nicht selten karyokinetische Figuren beobachten. Diese Zellen, schreibt MORGAN [10, S. 19) »form a structure which I have called the ventralorgan«.

Hierauf nähern sich die Ränder der Einstülpung einander und verschließen die Öffnung, worauf die Ganglienanlage, welche noch kurze Zeit hindurch in ihrem Inneren eine mit großen Zellen abgegrenzte Höhle enthält, sich allmählig von der Hypodermis ablöst. Späterhin verschwindet die Höhlung, die Kerne der sie umgebenden

Zellen werden den Kernen der übrigen Zellen des Ganglions an Größe gleich und letzteres nimmt seine definitive Gestalt an. Was die Bedeutung der Ventralorgane betrifft (der Begriff des Ventralorgans ist bei *Pallene* so schwer von demjenigen der Anlage des Ganglions selbst abzugrenzen, daß es schwer fällt zu begreifen, was der Autor unter dieser Bezeichnung versteht), so hält MORGAN es für möglich, daß dieselben bei den Vorfahren der Pantopoden die Rolle selbständiger Organe gespielt haben können (»That this structure may have represented an organ in some ancestral form I believe possible« 10, p. 20). Seiner Ansicht nach konnten sie am wahrscheinlichsten irgend welche Sinnesorgane dargestellt haben.

Vergleichen wir *Pallene empusa* mit *Chaetonymphon spinosum*, so sehen wir auf das deutlichste, daß bei ersterer Form zwei Gebilde zusammengedrängt, ja miteinander verkittet sind, welche bei der zweiten Form gänzlich voneinander getrennt bleiben.

Die bei *Pallene* zu dem Bestand der Bauchganglien selbst gehörenden äußeren Zellen der Einstülpungen, mit größeren, nicht selten in mitotischer Teilung begriffenen Kernen, sind bei *Chaetonymphon* in besondere, höchstwahrscheinlich drüsige Säckchen ausgeschieden, welche vermittels eines besonderen Ausführganges an der Körperoberfläche ausmünden.

Chaetonymphon spinosum (wie auch *Nymphon grossipes*) ist demnach durch die deutlichste Differenzierung der Ventralorgane ausgezeichnet.

Die an den beiden letzteren Formen angestellten Beobachtungen führen uns zu der unbedingten Überzeugung, daß (entgegen der Ansicht von HEYMONS) die Ventralorgane rudimentäre Überreste einstmals in Funktion gewesener Organe sind. Am besten läßt sich der Charakter dieser Organe an den Larven einiger Pantopoden erkennen. Bei erwachsenen Exemplaren von *Chaetonymphon* konnte ich keinerlei Spuren von Ventralorganen nachweisen.

Was die physiologische Bedeutung der Ventralorgane betrifft, ist es einstweilen recht schwer, sich hierüber endgiltig auszusprechen. Ich habe deren Beschreibung in das Kapitel über die Drüsen mitaufgenommen, da sie einigen Merkmalen nach den drüsenartigen Gebilden zweifellos am nächsten stehen. Es sind dies: 1) die sackförmige Gestalt der Ventralorgane mit einer Höhle im Inneren, welche vermittelst eines deutlich ausgesprochenen dünnen Kanales mit der Außenwelt in Verbindung steht; 2) das Vorhandensein zahlreicher Körnelungen in den Zellen der Ventralorgane, wobei die Körnchen von den verschiedensten Färbemitteln (Neutralrot, Bismarckbraun, Methylenblau)

intra vitam gefärbt werden; 3) das Vorkommen von gabelförmigen Borsten in der Nähe der Ausmündungen der Ventralorgane, was uns mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit gestattet, in diesen Gebilden differenzierte Hautdrüsen zu erblicken.

Anderseits wird man eine gewisse Ähnlichkeit der Ventralorgane mit Hautsinnesorganen nicht außer Acht lassen dürfen. Zugunsten einer solchen Annahme sprechen: 1) der rein ektodermale Charakter der Organe und ihr inniger Zusammenhang bei der Anlage mit den Bauchganglien. Dieser Zusammenhang findet seinen stärksten Ausdruck bei *Pallene*, wo die Ventralorgane in den Bestand der Ganglien aufgenommen sind; 2) die reiche Innervation der Organe, und dabei eine spezielle Innervation, welche derjenigen der Augen überaus ähnlich ist; 3) endlich, wenn man will, eine gewisse Ähnlichkeit der frühen Stadien in der Anlage der Ventralorgane mit der Anlage der Augen (vgl. Textfig. X). Wenn die Ventralorgane in der Tat Sinnesorgane darstellen, so könnte man sie und die Augen, auf Grund des zweiten und dritten der soeben angeführten Punkte, für Glieder ein und derselben longitudinalen Reihe von Sinnesapparaten ansehen. Die Ventralseite des Rumpfes einnehmend, geht diese Reihe an dem vorderen Körperende auf die Dorsalseite des Tieres über (im Zusammenhang mit dem analogen Übergang des vorderen Extremitätenpaares).

Ich glaube hier hinzufügen zu müssen, daß außer der Vergleichung mit den Augen auch noch die Vergleichung der Ventralorgane mit den zwei rätselhaften, auf dem Augenhöcker hinter dem ersten und zweiten Augenpaar liegenden Gebilden, welche von Dohrn entdeckt worden sind, einer Nachprüfung bedarf. Dohrn [5] beschreibt dieselben als zwei Anhäufungen von Ganglienzellen, welche unter einem verdünnten Cuticulabezirk liegen und augenscheinlich vermittelst dünner Nerven mit dem oberen Schlundganglion verbunden sind. Vielleicht stellen gerade diese Gebilde das vorderste dem ersten Extremitätenpaar entsprechende Paar der obenerwähnten Reihe von Organen dar.

Jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, daß die Frage über die Ventralorgane der Pantopoden großes Interesse bietet und einer ferneren Bearbeitung wert ist, welche ich denn auch in nächster Zeit hoffe fortsetzen zu können.

Im allgemeinen muß der erstaunliche Reichtum an Drüsen und deren Verschiedenartigkeit bei den Pantopodenlarven, und dies schon auf so frühen Entwicklungsstadien, hevorgehoben werden.

St. Petersburg, im Juni 1911.

Literaturverzeichnis.

1. J. St. Alexandrowicz, Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XLV. S. 395—443. 1909.
2. E. J. Allen, Studies on the nervous system of Crustacea. I. Some nerve-elements of the embryonic lobster. Q. Journ. Micr. Sc. New Ser. Vol. XXXVI. p. 461—483. Taf. 35 u. 36. 1894.
3. A. Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIV. p. 579—622. Taf. 34—36. 1895.
4. — Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1903.
5. A. Dohrn, Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1881.
6. R. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. Hft. 33. 1901.
7. P. P. C. Hoek, Report on the Pycnogonida, dredged by H. M. S. Challenger-Report on the scient. results of the voyage etc. Zoology. Vol. III. 1881.
8. J. v. Kennel, Die Entwicklungsgeschichte von Peripatus edwardsii Blanch. und Peripatus torquatus n. sp. Arbeit. Zool. Zoot. Instit. Würzburg. Bd. VII, 1885 und Bd. VIII, 1888.
9. J. Meisenheimer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Die Entwicklung von Ammothea echinata Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. S. 191—248. Taf. XIII —XVII. 1902.
10. T. H. Morgan, Contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonida. Stud. Biol. Lab. J. Hopk. Univ. Vol. V. p. 1—76. Taf. 1—8. 1891.
11. O. v. Rath, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. S. 499—539. Taf. XXIII u. XXIV. 1896.
12. G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Polychaeten. Biolog. Untersuch. (2) Bd. IV. S. 1—10. Taf. I—III.
13. — Zur Kenntnis des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychaeten. Ibid. Bd. VII. S. 6—12. Taf. II, III. 1895.
14. — Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Ibid. Bd. VII. S. 12—19. Taf. IV—VI. 1895.
15. — Zur Kenntnis des sensiblen und des sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken. Ibid. Bd. IX. S. 83—97. Taf. XVI—XXII. 1900.
16. G. O. Sars, Pycnogonidea. Norske Nordhavs-Exped. Vol. XX. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. *Chaetonymphon*; Larve mit voller Extremitätenzahl. Dorsale und ventrale Nervenäste im Gangbein des zweiten Paares. Oc. IV. Obj. REICHERT N 3.

Fig. 2. *Nymphon grossipes*; Entwicklungsstadium wie in Fig. 5. Commissur zwischen dem dorsalen und ventralen Nervenast am Ende des Beines.

Fig. 3. *Pycnogonum*. Sinneszellen am Ende der Chelae einer sechsbeinigen Larve. Oc. VIII. Obj. SEIBERT 8 mm.

Fig. 4. *Nymphon strömii*; sechsbeinige Larve. Sinneszellen an der Basis einer Gabelborste. Oc. IV. Obj. ZEISS. Hom. Imm. 1/12.

Fig. 5. *Chaetonymphon*. Verteilung der Extremitätennerven in einer Larve. Oc. IV. Obj. REICHERT N 3.

Fig. 6. *Pycnogonum*; sechsbeinige Larve. Sinneszellen und eine motorische Nervenendigung (*mot*) in der Extremität des zweiten Paares. Oc. IV. Obj. ZEISS Hom. Imm. 1/12.

Fig. 7. *Chaetonymphon*; Entwicklungsstadium wie in Fig. 8. Sinneszellen am Ende der Chelae und multipolare Nervenzellen (*rz*) an der Oberfläche der Spinndrüse. Oc. 8, Obj. SEIBERT 8 mm.

Fig. 8. *Chaetonymphon*. Paarige Verteilung der Nervenzellen (*rz*) an der Darmoberfläche. Oc. IV. Obj. REICHERT N 3.

Fig. 9. *Chaetonymphon*; Entwicklungsstadium wie in Fig. 5. Verteilung der Sinneszellen in der Schere der Larve. Nur ein Teil der Dornen eingezeichnet. Oc. IV, Obj. SEIBERT 8 mm.

Fig. 10. *Pycnogonum*; Rüssel einer sechsbeinigen Larve. Drei Kränze der Nervenzellen. Oc. IV. Obj. ZEISS. Hom. Imm. 1/12.

Tafel VIII.

Fig. 11. *Pycnogonum*; sechsbeinige Larve; Sinneszellen und Verlauf der Extremitätennerven. Oc. IV. Obj. SEIBERT 8 mm.

Fig. 12. *Nymphon strömii*; sechsbeinige Larve von dorsaler Seite. Dorsale Fortsätze der Darmnervenzellen. Oc. IV. Obj. 8 mm.

Fig. 13. *Chaetonymphon*; Entwicklungsstadium wie Fig. 8. Sinneszellen in der Extremität des vierten Paares. Oc. IV. Obj. 8 mm.

Fig. 14. *Chaetonymphon*; motorische (?) Nervenzelle aus dem Bauchganglion einer Larve. Oc. IV, Obj. ZEISS. Hom. Imm. 1/12.

Fig. 15. Motorische Nervenendigung an den Muskeln einer sechsbeinigen Larve von *Nymphon strömii*. Oc. IV. Obj. ZEISS. Hom. Imm. 1/12.

Fig. 16. *Chaetonymphon*; Larve mit voller Extremitätenzahl. Sinneszellen der Haupt- und Anhangskrallen. Oc. IV. Obj. SEIBERT 8 mm.

Fig. 17. *Nymphon strömii*; sechsbeinige Larve. Ausführungsgänge der Drüse am Ende des beweglichen Astes der Schere. Oc. IV. Obj. ZEISS Hom. Imm. 1/12.

Fig. 18. *Nymphon strömii*; sechsbeinige Larve. Die Verteilung der drei Paar Darmnervenzellen. Oc. 8. Obj. SEIBERT 8 mm.

Fig. 19. *Nymphon grossipes*; Entwicklungsstadium wie in Fig. 5. Stück eines Gangbeines. Einer der Nervenäste der Extremität mit den zu ihm zuge-

hörenden Sinneszellen (*sz*) und drei Nervenzellen (*nz*) auf der Oberfläche des Darmes. Oc. IV. Obj. Zeiss Hom. Imm. 1/12.

Tafel IX.

Fig. 20. *Pycnogonum litorale*; sechsbeinige Larve vom Rücken gesehen. Die Verteilung der Hautdrüsen. Oc. IV, Obj. Seibert 8 mm.

Fig. 21. *Nymphon strömii*; sechsbeinige Larve vom Rücken gesehen. Die Verteilung der Hautdrüsen. Oc. IV. Obj. Seibert 8 mm.

Fig. 22. Dasselbe, von der Bauchseite gesehen. Oc. IV. Obj. Seibert 8 mm.

Fig. 23. *Chaetonymphon*; Entwicklungsstadium wie in Fig. 5. Eine Darmnervenzelle (*nz*) den Darm umschlingend, von der Bauchseite gesehen. Oc. IV. Obj. Seibert 8 mm.

Fig. 24. *Chaetonymphon*; Entwicklungsstadium wie in Fig. 8. Vorderes Augenpaar (*va*) und die Bildung des hinteren Augenpaares (*ha*). Oc. IV. Obj. Zeiss Hom. Imm. 1/12.

Fig. 25. *Nymphon strömii*; sechsbeinige Larve. Die Teilung (?) der Augen. Oc. IV. Obj. Zeiss Hom. Imm. 1/12.

Fig. 26. *Chaetonymphon*; weiteres als in Fig. 24 Stadium der Bildung des hinteren Augenpaares (nur die Augen einer Seite sind eingezeichnet). Oc. IV. Obj. Hom. Imm. 1/12.

Über Respiration, Tracheensystem und Schaumproduktion der Schaumcikadenlarven (Aphrophorinae-Homoptera).

Von

Dr. Karel Šulc

Michalkowitz bei Mährisch Ostrau.

Mit 22 Figuren im Text.

Inhalt.

I. Literarisch-historisches.

Die Frage, wie die Schaumcikadenlarven das allbekannte, künstliche, flüssige, schlüpfrig-zähe, mit Luftblasen angefüllte Medium um sich zustande bringen, so daß sie eigentlich unter dem Wasser, geschützt von Feinden leben und atmen, ist ein so interessanter Gegenstand der naturforschenden Untersuchung, daß er schon einigemal zum eingehenden Studium Anregung gab.

Nach Gruner (1901) soll der volkstümliche Name des allbekannten Cercopidenlarvenschaumes »Kuckucksspeichel« von dem alten Bischof

von Sevilla ISIDORUS 636 n. Ch. herkommen; nach ihm sollen allerdings aus dem Schaume die großen Singcikaden per generationem aequivocam entstehen; RAY (1660) findet als erster in dem Schaume ein Tierchen, das er richtig als »cicadula« deutet, das nicht fliehen und springen kann und behauptet, daß es den Schaum »copiose ex ore« ausscheidet, um sich vor Feinden zu schützen: »ut tutum inibi lateat ab injuriis ranarum, dum adhuc tenerum est, nec potest sibi saltu aut fuga cavere«; POUPART (1705) sagt, daß die schaumige Flüssigkeit aus dem After hervortritt: »il sort une petite bulle d'écume de son anus«; FRISCH (1720) bemerkt auf dem Bauche der den Schaum bewohnenden Larven eine offene Rinne: der »Bauch hat in der Mitte eine Höhle, damit er sich auf die rundlichen Ästlein und Kräuter recht anlegen kann«. — Der Altmeister DEGEER und seine Nachfolger RÖSEL, BURMEISTER u. a. bis in die neueste Zeit schließen sich der Meinung an, daß der Schaum (Flüssigkeit und die Blasen) schon fertig aus dem After heraustritt.

Die modernen anatomischen und histologischen Untersuchungen fangen erst mit BATELLI (1891) an; derselbe hat große einschichtige Wachsdrüsenzellenfelder auf den Tergiten des siebenten und achten Bauchsegmentes der Schaumcikadenlarven gefunden und beschrieben. — FABRE entdeckt 1899 am Ende des Körpers eine Tasche, die als Maschine zum Fangen und Einblasen der Luft in die Flüssigkeit dienen soll; die Flüssigkeit fließt von dem Saugapparat durch Filtration beim Saugen, ohne verzehrt zu werden, ab; über das Atmen äußert er sich nicht. — PORTA (1900) hat an das Kiemenatmen der Larven im Schaume gedacht und erblickt in den Wachsdrüsenanhängen der Drüsenfelder des siebenten und achten Segmentes die Kiemen; die Flüssigkeit soll von kleinen einzelligen Drüsen der ganzen Oberfläche herrühren, die Luft wird durch die letzten Tergitwülste gefangen, in der Flüssigkeit losgelassen, wie bei FABRE, und auf diese Weise werden die Schaumblasen erzeugt; die »Branchien« werden von den Drüsenfelderzellen sezerniert! — HEYMONS (1899) hat acht einfache offene Stigmen, also ein offenes Tracheensystem gefunden, die Fragen jedoch über das Atmenvermögen in der Flüssigkeit, über die Herkunft der Flüssigkeit und die Art der Schaumbildung wurden von HEYMONS nicht berührt, da sie offenbar in den Rahmen seiner wichtigeren, allgemein morphologischen Untersuchungen nicht paßten. — GRUNER (1901) dem alle vorhergehenden Arbeiten bekannt waren und dem wir überhaupt ein große historische Übersicht der einschlägigen Literatur über unseren Untersuchungsgegenstand von den heiligen Vätern angefangen, ver-

danken, fand gleichfalls die Drüsenzellen des siebenten und achten Abdominalsegmentes und glaubt, daß ihr fettiges Sekret zum Einfetten der Tasche (im Sinne FABRES und PORTAS) dienen soll; die Flüssigkeit kommt vom After; die Schaumblasen werden in der Tasche gebildet, indem die Flüssigkeit in sie herabfließt und hier, durch die aus dortselbst liegenden, letzten, offenen Stigmenpaaren austretende Luft verschaumt wird. — Die Resultate der als zuletzt erschienenen, mir bekannten selbständigen Arbeit von BRAXTON H. GUILBEAU (1908), wurden vom Autor selbst folgendermaßen summiert: die Flüssigkeit ist Analsekretion, die Luftkugeln werden mittels der Kaudalanhänge produziert, Sekrete der Drüsenfelderzellen sind eine mucinöne Substanz. — Schließlich widmet BERLESE (1909) in seinem Handbuche »Gli Insetti« der *Aph. spumaria* einen besonderen Artikel, wo er behauptet, daß die Flüssigkeit durch die Drüsenfelderzellen produziert wird; über die Schaumbildung und das Atmen spricht er sich nicht aus[1].

Nach meinen unten begründeten Untersuchungen bin ich zu folgenden Schlußfolgerungen gelangt:

1) Sekrete der Drüsenfelderzellen des siebenten und achten Abdominalsegmentes der Schaumcikadenlarven sind faserig strukturierte Schuppen eines Insektenwachses; in den einschichtigen Drüsenzellen sind Mikrocentren vorhanden.

2) Die Flüssigkeit des Schaumes ist nur Darmexkret.

3) Das Verschäumungsvermögen der Flüssigkeit wird dadurch zustande gebracht, daß die in den Darmexkreten befindlichen Enzyme (Lipase) das Wachs abspalten; durch die vorhandenen Alkalien bildet sich dann eine Art Seifenlösung.

4) Es sind acht Paare offener Stigmen vorhanden, das Tracheensystem ist gut entwickelt und holopneustisch; detailierte Beschreibung des Tracheenverlaufes.

5) Die Luft wird zu den Stigmen durch einen besonderen Luftkanal, der durch Schließen der Tergitwülste zustande kommt, zugeführt.

6) Die Blasen des Schaumes werden durch aktives Einblasen der Luft aus dem Luftkanal in die Flüssigkeit, ähnlich wie mit einem Blasebalg, fabriziert.

7) Die ganze schaumbereitende Einrichtung der Aphrophorinenlarven läßt sich von den anatomischen Verhältnissen der Flatidenlarven phylogenetisch ungezwungen ableiten.

[1] Als Ergänzung sei bemerkt, daß der Darmtractus von *Aphrophora spumaria* L. anatomisch und histologisch von G. G. GADD (1902) beschrieben wurde.

II. Untersuchungsmaterial und Methoden.

Meine vorliegenden Untersuchungen wurden hauptsächlich an den *Philaenus lineatus L.*-Larven vorgenommen; dieselben sind im Frühjahr, Mai bis Juni, überall auf den Gräsern, namentlich auf Poa, Calamagrostis und Andropogon zu finden; die Larven wurden teils lebend in situ, dann behufs Tracheensystemstudien im Wasser oder in verdünntem Glyzerin untersucht; die zu den histologischen Zwecken verwendeten Stücke konservierte ich mit Alkoholsublimat unter Zusatz von Acid. nitricum nach Frenzel oder mit Pernyscher Flüssigkeit; beide angewandte Methoden gaben gute Resultate. — Es wurden Paraffinserien gemacht, mit Rockingmikrotom; gefärbt wurde mit Delafields Hämatoxylin, Heidenhains Eisenhämatoxylin mit oder ohne Eosinnachfärbung oder auch mit wässerigem Alaunkarmin. — Zum Vergleich wurden die Larven von *Philaenus spumarius L.*, *Aphrophora salicis* und jene von mir erst jetzt auf Rubus- und Ranunculus repens-Stengeln entdeckten von *Aphrophora alni* herangezogen; alle diese Larven produzieren Schaum und machen fünf Entwicklungsstadien (fünf Häutungen) durch; wir finden also fünf verschiedene, morphologisch voneinander unterscheidbare, Larven und als das sechste Stadium die fertige Imago[1]. — Die Larven aller aufgezählten Arten entwickeln sich etwa in derselben Zeit wie *Philaenus lineatus L.* aus dem überwinterten Ei, das im Herbst befruchtet und an die Grasblätter, Stengel und Wurzeln gelegt wurde; Imagines sterben vor dem Eintritt des Winters ab, es überwintert keine einzige.

Von den übrigen unserer mitteleuropäischen Cercopidengattungen *Lepyronia* Am. et Serv. und *Triecphora* (*Cercopis*) Am. et Serv. sind die Larven kaum bekannt. Schäff (1891) berichtet nach M. O. Reuter »von einem an seinem Grund dicht mit Schaumklumpen von *Aphrophora corticea* Germ. Larven besetzten Erdbeerstock aus der Umgebung von Berlin. Die Tiere sollten unzweifelhaft durch trockene Kiefernadeln übergeführt werden, welche das Erdbeerbeet schichtenweise bedeckten« Ich glaube eher, daß hier die Nährpflanze der *Aph.*

[1] Die einzelnen Stadien lassen sich gut nach der Form der Fühler, der Gonapophysen und der Tracheisation der Flügel voneinander unterscheiden; das I. und II. Stadium sind bei *Philaenus lineatus* L. fast ununterscheidbar; dieselben Stadien bei *Aphrophrophora salicis* sind genügend verschieden gestaltet, namentlich nach den Gonapophysen; erst bei dieser Art war ich imstande alle fünf Exuvien beider Geschlechter aufzusammeln und als Präparate zu montieren. — Auch bei den Heteropteren hat F. Schumacher — bei *Poecilocytus cognatus* Fieb. — sechs Entwicklungsstadien festgestellt.

corticea, Vaccinium myrtillus entdeckt wurde. — Die Larven von der amerikanischen *Lepyronia quadrangularis* SAY hat BRAXTON H. GUILBEAU gesammelt, er versäumt aber in seiner Schrift die detailierten Angaben über bionomische Daten der untersuchten Arten zu machen. — Herr Prof. F. VEJDOVSKÝ teilte mir mündlich mit, daß er auf Luzula besondere Schaumklumpen einer Cercopidenlarve entdeckte, wahrscheinlich jene der *Triecphora* (*Cercopis*); in unserer Gegend lebt nur *Triecphora*, bisher habe ich keine *Lepyronia* gefunden; bei der großen Gesamtzahl der Individuen alljährlicher Generation der ersteren Art scheint mir unglaublich, daß mir nicht beim eifrigen Absuchen gelungen wäre, die Larven zu finden, wenn sie zugänglich auf der Oberfläche sich entwickeln würden; ich bin also vorläufig der Meinung, daß die von Herrn Prof. VEJDOVSKÝ entdeckten Larven jene von *Lepyronia* waren und daß *Triecphora* sich an bisher unbekannten Stätten entwickelt; sie erscheint im späteren Frühjahr, Ende Mai und Anfang Juni auf einmal in großen Mengen, zu dieser Zeit sind noch von den übrigen Cercopiden nur Larven zu finden; die frischen Exemplare sind sehr oft mit Erde beschmutzt, die in großen Klumpen an ihnen haftet und eben dieser Fund und die frühjährliche Erscheinung der Imago scheint mir die Vermutung zu rechtfertigen, daß *Triecphora* im Larvenzustande ganz andere Lebensweise führt als die bisher bekannten Larven von *Aphrophora* und *Philaenus*, die wahrscheinlich unterirdisch und jener der *Tettigia*- und *Cicada*-Larven nicht unähnlich ist; meine bisherigen, behufs Feststellen dieser Umstände unternommenen Versuche und Züchtungen blieben bisher resultatlos.

III. Zur Äußeren Morphologie der Schaumcikadenlarven.

Wir schildern dieselbe an *Philaenus lineatus* L. und zwar nur soweit sie zur Erklärung des Atmenmechanismus notwendig ist, denn mit der Analyse des äußeren Chitinskeletes der Hemipteren waren schon viele, namentlich VERHOEFF und BOERNER beschäftigt, leider ohne Zuhilfenahme der inneren Anatomie und Embryologie; der feste Boden der Lehre über das Exoskelet der Schnabelkerfe wurde erst durch eingehende Studien HEYMONS (1899) geschaffen, an die wir anknüpfen.

Der Kopf ist deutlich vom Körper abgesetzt, Pro-, Meso- und Metathorax leicht unterscheidbar, Abdomen aus elf Segmenten und Anusklappen bestehend; an den äußeren Enden der Tergite, die bei der in der Rede stehenden Art sehr weit nach innen und unten verschoben sind, beschrieb HEYMONS besondere, dünne, lappenförmige

Auswüchse, »Tergitwülste« genannt, die im embryonalen Zustande sowohl bei Hetero- wie auch Homopteren angelegt werden, aber gerade bei den Cercopidenlarven noch im Larvalleben auf den ersten neun Abdominalsegmenten mächtig zur Entwicklung kommen; die Tergitwülste der ersten Segmente sind niedrig, dreieckförmig, dieselben des vierten bis neunten Segmentes bedeutend höher und länglich quadrat-

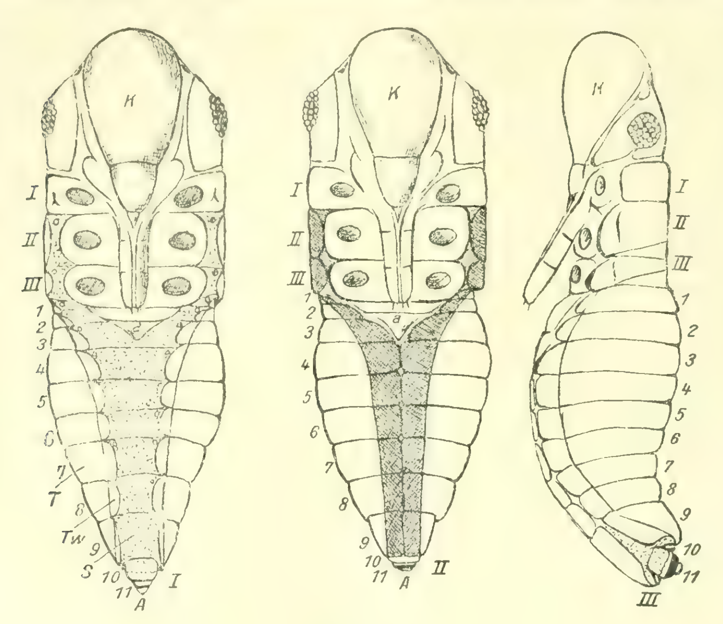


Fig. 1.

Philaenus lineatus L., Zweite Larve. I) Tote Larve von unten, mit offenem Luftkanal, dessen Boden punktiert ist; auf den Sterniten des Pro-, Mesothorax und der ersten acht Abdominalsegmente sind kleine rundliche Stigmen; die Flügelscheiden und Tergitwülste sind abstehend dargestellt. — II) Dieselbe Larve lebend von unten mit geschlossenem Luftkanal, der schraffiert gezeichnet ist; die Flügelscheiden und Tergitwülste sind angedrückt, das zehnte Abdominalsegment ist bis zur vorderen Hälfte eingezogen. — III) Dieselbe Larve von der Seite, Position des ruhigen Atmens, Flügelscheiden und Tergitwülste des ersten bis achten Abdominalsegmentes sind angedrückt, Tergitwülste des neunten Abdominalsegmentes sind geöffnet, das zehnte Abdominalsegment ist ausgezogen; der Eingang in den Luftkanal ist fein punktiert und stellt die Grenze, bis wohin das Wasser reicht, vor. — *K*, Kopf; *I, II, III*, Pro-, Meso-, Metathorax; *1—11*, das erste bis elfte Abdominalsegment; *T*, Tergit; *Tw*, Tergitwulst; *S*, Sternit; *A*, Anus; *a*, dreieckförmiger Vorsprung des dritten Abdominalsternites. Fühler und Füße sind nicht gezeichnet.

förmig, an den freien Ecken abgerundet, länger als breit, so breit wie das zugehörige Segment; die Tergitwülste vier bis neun sind in der Basis gegeneinander beweglich und können sich mit den freien Enden auch gegeneinander annähern und wieder entfernen; die Tergitwülste des ersten und zweiten Segmentes sind kurz und weit voneinander entfernt, sie können sich nicht berühren und legen sich deswegen nicht anein-

ander, sondern an die anliegende Bauchfläche des zugehörigen Segmentes; die Mitte des ganzen zweiten und der vorderen Hälfte des dritten Abdominalsternites ist vorgewölbt, so daß hier beiderseits eine Rinne entsteht, die von der äußeren Seite der metapedalen Koxen in den Zwischentergitwülstenraum der hinteren Hälfte des dritten Sternits führt; die Tergitwülste des dritten Abdominalsegmentes sind auch dreieckförmig, berühren einander aber schon mit ihren hinteren Ecken und werden hier oben durch einen besonderen dreieckförmigen mit der

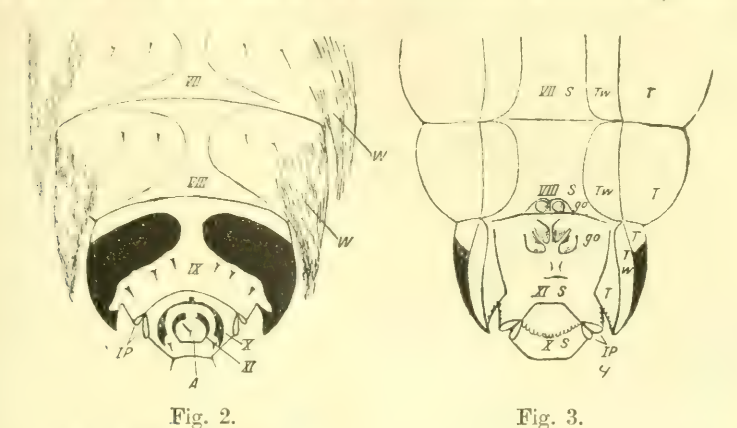


Fig. 2.

Dritte Larve von *Aphrophora salicis*, das Abdomenende von oben. *VII*, *VIII*, *IX*, *X*, *XI*, das siebente bis elfte Tergit; *A*, Anusklappe; *W*, Wachssekret der Drüsenfelder des siebenten und achten Tergites; *IP*, intersegmentale Plättchen.

Fig. 3.

Dritte ♀ Larve von *Aphrophora salicis* von unten. *VII S*, *VIII S*, *IX S*, *X S*, das siebente bis zehnte Abdominalsternit; *T*, Tergite; *Tw*, Tergitwülste; *go*, Gonapophysen; *IP*, intersegmentale Plättchen.

freien Spitze nach hinten gerichteten Auswuchs (Fig. 1, I, II, a)[1] ihres Segmentes, der in der Mitte des Sternites liegt, zusammengehalten. — Es ist zu bemerken, daß auch die larvalen Flügelscheiden nach unten mit ihren Enden so umgebogen sind, daß sie die segmental zugehörigen Koxen berühren.

Nach dieser kurzen Beschreibung wird wohl klar sein, daß, indem sich die larvalen Flügelscheiden am Meso- und Metathorax und die Tergitwülste am ersten bis dritten Abdominalsegmente an die zugehörigen vorgewölbten Sternitpartien anlegen, weiter aber in der

[1] An den Schnittserien von vielen *Philaenus*-Larven konnte ich mich überzeugen, daß hier keine Drüse vorhanden ist, sondern daß der Auswuchs lediglich nur einen mechanischen Zweck, das Zuhalten der Tergitwülste, zur Aufgabe hat; innerlich findet man nur Fettgewebe; wir finden ihn auch bei der Imago von *Philaenus* und *Aphrophora*, wogegen er bei *Triecphora*-Imagines vollständig fehlt.

Fortsetzung am vierten bis neunten Abdominalsegmente sich mit den inneren Rändern über die Sternite aneinander legen, ein Kanal entsteht, der von hinten vom neunten Segmente bis in die Mitte des dritten Sternites gerade hinzieht, hier aber sich Y-förmig in zwei schmälere Kanäle teilt, die sich rechts und links bis zum Hinterrande des Prothoraxes fortsetzen; hinten wird der, wie wir ihn nennen werden, Luftkanal eventuell verschlossen, indem sich die freien, inneren Ränder der Tergitwülste des neunten Segmentes aneinanderlegen und von hinten das zehnte Segment durch starke Muskulatur wie ein Propf fest eingezogen wird. Lebend haben die Cercopidenlarven, sowohl wenn sie sich in dem Schaum aufhalten, wie auch, wenn sie ihre Flüssigkeit verlassen, die Tergitwülste durch Tätigkeit besonderer dorsoventraler Muskelzüge angedrückt; nach dem Tode durch Ersticken, Ertrinken usw. stellen sich jedoch diese in eine zum Körper perpendikuläre Lage ein.

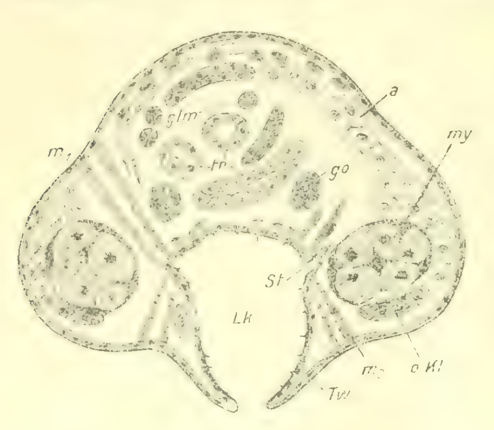


Fig. 4.

Philaenus lineatus L., Querschnitt durch das fünfte Bauchsegment einer Larve des dritten Entwicklungsstadiums: *a*, Fettgewebe; *glm*, Malpighische Gefäße; *go*, Gonade; *Lk*, Luftkanal; *m1*, dorsoventrale Muskelzüge; *m2*, Muskelzüge der Tergitwülste; *my*, *oKl*, Pilzkörper (Mycetom-»Pseudovitellus«); *St*, Stigma; *tr*, Darmtrakt; *Tw*, Tergitwulst.

Zur einheitlichen Auffassung ist noch zu bemerken, daß die ganze Oberfläche außer dem Kanale, vollkommen glatt und nur mit spärlichen Haaren und nebstdem mit besonderen Sinnesorganen (Sinnesgrübchen) bedeckt ist; diese Sinnesgrübchen wurden von Porta für Ausführungsgänge einzelliger Drüsen, die die Schaumflüssigkeit liefern sollten, angesehen, von Berlese als Abbruchstellen der Haare gedeutet; sie sind indessen deutlich unter die Oberfläche gesenkt und mit einer rezipierenden stiftführenden Zelle, an die sich die Nervenleitung anschließt, versehen.

Das Innere des Luftkanales dagegen ist mit feinen kleinen zahlreichen Dornen bedeckt, die manchmal auch in unregelmäßigen Reihen stehen; in der Nähe der Tergitwülstenränder stehen sie auf plattenförmigen Chitinläppchen; denselben, aber dornenlosen Läppchen begegnen wir auf dem hinteren Rande der hinteren Hälfte des zehnten

Sternits und unten auf dem äußersten Rande der Tergitwülste, wodurch ein besserer Verschluß des Kanals zustande kommt; die Kanaloberfläche hat ein milchiges Aussehen, die Oberfläche des Körpers ist glattglänzend.

IV. Tracheensystem.

1. Stigmen.

In dem Kanale auf dem Mesothorax, Metathorax und den ersten acht Abdominalsegmenten finden wir in der Nähe der Vorderränder des Sternites und gleich dicht an den Tergitwülsten Stigmen, im ganzen also zehn Paare; dieselben sind einfach, kreisrund, das erste, von dem Ende des Luftkanals am entferntesten liegende, mesothorakale Stigma, ist das geräumigste, indem es 0,06 mm i. D. hat, alle übrigen messen nur 0,03 mm i. D.; sie haben keine Vorkammer, sondern führen sogleich in den zugehörigen, zwar sehr kurzen, aber ziemlich geräumigen, gemeinschaftlichen Tracheenstamm, der dann in einzelne Tracheen sich allsogleich verteilt.

2. Tracheenverlauf des II. Larvenstadiums von Philaenus lineatus L.

Das erste mesothorakale Stigmenpaar. Von demselben gehen jederseits folgende Tracheen ab: [vgl. Fig. 5 No. 1—101; auf diese Nummern beziehen sich die Zahlen in ( )].

1) Trachea pleuralis (1) ist ein schwacher Ast, der vorn, als erster, den kurzen gemeinschaftlichen Stamm verläßt und parallel mit dem äußeren Prothoraxrande verlaufend und ihm Luft bringend, zum Auge seiner Seite zieht, wo er die retrooculare Schläfegegend versorgt; er ist nur wenig astförmig verzweigt.

2) Tr. cephalica externa (2) ist eine lange, gleichmäßig dünne Trachee, die außen sogleich über der vorhergehenden ihren Ursprung nimmt und sich allsogleich auf die ersten zwei Drittel der Länge der Tr. ceph. int. dors. legt; sie verläßt sie dann auf dem äußeren Umrisse und entsendet an dieser Stelle, nach unten, einen senkrecht zu ihrem Verlauf abgehenden, kurzen, wenig verzweigten Ast zu den Retraktoren der Saugborsten, die Trachea retractorum setarum (3); der Grundstamm geht weiter nach vorn zum oberen inneren Augenrande, wo er zum Auge einen astförmig verteilten Zweig Tr. ocularis superior (4) hinschickt, selbst in den seitlichen Partien des Scheitels, über der Ansatzstelle der Fühler astförmig geteilt endigend.

3) Tr. cephalica interna dorsalis (5): ist der stärkste Ast des ganzen Körpers, sie mißt nämlich 0,08 mm i. D., erscheint fast als die

alleinige Fortsetzung des gemeinschaftlichen Stammes und geht schräg nach innen zum Winkel, der von Clypeus und Frons gebildet wird; hier teilt sie sich in fünf Äste: 1) eine schwache, nur wenig verästelte Tr. cerebralis (6), die das Gehirn versorgt, 2) eine lange einfache, nicht verästelte Tr. antennalis (7), die den ganzen Fühler der Länge nach durchzieht und versorgt, 3) eine besenartig verästelte Tr. parietalis (8), die mittleren Partien des Scheitels versorgend, 4) Tr. frontalis (9), ein recht starker Ast, der an dem äußeren Rande, der Stirn entlang, nach vorn zieht und vier bis fünf mächtige reichlich verzweigte Abzweigungen nach unten und vorn, in die Frontalmuskulatur hinschickt. Die eben aufgezählten vier Äste haben am Anfang einen kurzen, gemeinschaftlichen Stamm. — 5) Tr. ocularis inferior (10) entsteht außen, noch kurz vor der Tr. frontalis, und nach kurzem Verlaufe wendet sie sich plötzlich unter einem rechten Winkel zum unteren, inneren Rande des Auges um, welche Gegend von ihr versorgt wird.

4) Tr. cephalica interna ventralis (11) entsteht innerlich, unweit vom Stigma, entweder selbständig oder aus kurzem, gemeinschaftlichem Stamme mit propedalis oder anastomotica transversa ventralis stigmatis I—I ant., ist etwas stärker als ceph. externa, geht schräg nach innen und vorn zum Clypeus, wo sie sich in folgende Äste verzweigt: 1) Tr. protractorum setarum (12), ein äußerer kleiner Ast, der die musc. protr. setarum in der Gegend der laminae mandibulares et maxillares versorgt, 2) Tr. clypeolabralis (13), ein etwas stärkerer Ast und auch mehr verzweigt, der Clypeus und Labrum versorgt; er zieht also nach vorn und unten, 3) Tr. labialis (14) bildet die Fortsetzung des Hauptstammes der in Rede stehenden Trachee, ist von allen ihren Ästen am längsten und versorgt die gleichnamige Hälfte des Labiums, indem sie dasselbe der ganzen Länge nach durchzieht und dabei noch in der Hälfte der Länge einen parallel verlaufenden Ast entsendet, 4) Tr. salivalis (15) entsteht als der einzige Ast der inneren Seite der Haupttrachee, noch vor der tr. protractorum setarum, verästelt sich und versorgt die Speicheldrüsen.

5) Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis I—I anterior (16) entsteht am inneren Rande der Stigmen, die sie in der Querrichtung verbindet, wie gesagt, entweder als selbständiger Ast oder aber aus kurzem, gemeinschaftlichem Stamme mit Tr. ceph. int. ventr., ist gleich dieser stark, aber nur in ihren äußeren Dritteln, das innere Drittel ist bedeutend schwächer; sie entsendet zwei wichtigere Äste: Tr. propedalis (17), die unter allen bisher aufgezählten Ästen am tiefsten liegend, nach vorn und unten in die vorderen

Füße geht, die von ihr ausschließlich versorgt werden; hier gibt sie noch folgende konstante Äste ab: eine kleine die Koxen versorgende Tr. procoxalis (18), eine in dem Oberschenkel sich abzweigende, unter dem Hauptstamme liegende Tr. profemoralis (19), und eine in dem Unterschenkel analog der vorhergehenden sich verhaltende Tr. protibialis (20); die Fortsetzung des Hauptstammes geht weiter noch durch die Tarsalglieder bis in die Klauen. — An beiden Enden des mittleren Drittels der Tr. anast. transv. ventralis stigmatum I—I anterior wird nach hinten zur Muskulatur der sternalen Furken eine kurze, reich verzweigte Trachee entsendet, die wir Tr. dendritica (21) nennen wollen.

6) Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis I—I posterior (22) ist viel stärker als die vorhergehende gleichnamige anterior, entsteht an der hinteren inneren Peripherie der Stigmen, die sie in der Querrichtung verbindet; beiderseits an den Enden des inneren Drittels der Länge entsendet sie einen astförmig reich verzweigten Ast nach vorn, Tr. dendritica anterior (23) und einen nach hinten, Tr. dendritica posterior (24), im ganzen also vier Äste, welche die von den Furken ausgehende Muskulatur und das Bauchganglion versorgen.

Das zweite metathorakale Stigmenpaar. Die Stigmen werden gegenseitig durch analoge Anastomosen verbunden, wie wir sie beim ersten Stigmenpaare gefunden haben:

7) **Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis II—II anterior (25)** ist ein ziemlich starker Ast, der die beiden metathorakalen Stigmen in gerader Querrichtung verbindet; an beiden Enden ihres mittleren Drittels entspringt nach vorn sowie nach hinten je ein Ästchen, Tr. dendritica anterior (26) und Tr. dendritica posterior (27), im ganzen also vier, welche die Muskulatur der Furken und das Bauchganglion versorgen.

8) **Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis II—II posterior (28)** ist mit der vorhergehenden gleich stark, ihre äußeren Viertel sind nach innen und hinten gerichtet, die innersten zwei verlaufen in gerader, links-rechter Richtung; aus dem Winkel, der durch das äußere und mittlere Viertel gebildet wird, geht ein nicht langer Ast Tr. dendritica (29) nach hinten ab und versorgt die Muskulatur.

Vom zweiten metathorakalen Stigmenpaare angefangen, bis zum letzten (zehnten) Stigmenpaare des achten Abdominalsegmentes nach hinten, ist bei einem jedem Stigma eine 9) Trachea arcus dorsalis

(30) vorhanden, die nach außen gebogen, bis über das Stigma zum Rücken geht und hier dichotomisch geteilt einen Ast nach vorn und einen nach hinten entsendet, die zum Unterscheiden zusammengelötet, eine kontinuierliche 10) Tr. anastomotica longitudinalis dorsalis stigmatis I—X (31) bilden; von einem jeden interstigmalen Teile dieses Luftrohres wird zum Herzen und der dorsalen Längsmuskulatur eine Tr. vaso-muscularis (32) entsendet, die sich am Ende astförmig verteilt.

Es bleiben von den thorakalen Tracheen nur jene der Flügel und der Füße zu besprechen.

Die Tracheen des Vorderflügels 11) Tr. alae anterioris bestehen aus einer 1) Tr. alae anterioris basalis transversa (33) (Comstock-Needham) und aus den dieser entspringenden Tr. alae anterioris longitudinales propriae, die wieder aus den bekannten Tr. costalis (34), Tr. subcostalis (35), Tr. radialis (36) Tr. medialis (37), Tr. cubitalis (38), Tr. analis (39) bestehen, für welche wir mit Comstock weiter die Abkürzungen: *C*, *Sc*, *R*, *Rs* (= *R sector*), *M*, *Cu*, *A* anwenden werden.

Die Trachea alae anterioris basalis transversa bildet in allen Stadien der Flügelentwicklung bei Philaenus lineatus einen einzigen, kontinuierlichen Ast, der nach außen leicht gekrümmt auf kürzestem Wege und in der antero-posterioren Richtung das Stigma I mit dem Stigma II gleicher Seite verbindet und meist pleural liegt; an beiden Enden hat sie einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm mit der unten beschriebenen Tr. mesopedalis ant. und posterior. Zur Dorsomediane gibt sie eine 2) Tr. vasomuscularis (40) ab, die das Herz und die longitudinale Rückenmuskulatur versorgt.

12) Tracheae alae posterioris sind mit jenen des Vorderflügels vollkommen identisch; auch hier haben wir eine 1) Tr. alae posterioris basalis transversa (41) und Tr. alae posterioris longitudinales propriae: *C*, *Sc*, *R*, *Rs*, *M*, *Cu*, *A* (42—47); Tr. alae poster. bas. transv. verbindet leicht gekrümmt und meist pleural liegend in antero-posteriorer Richtung die gleichseitigen Stigmen II—III; an ihren beiden Enden hat sie einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm mit der unten beschriebenen tr. metapedalis anterior und posterior; nach innen zur dorsalen Muskulatur gibt sie einen ziemlich starken, konstanten Ast, 2) Tr. vasomuscularis (48).

Die Tracheisation des Flügels ändert sich jedoch im Laufe der bei den Cercopiden vorhandenen sechs Entwicklungsstadien bedeutend

und wird in einem selbständigen Kapitel zum Schluß besprochen werden (vgl. S. 164).

Die, die mittlere Extremität versorgende Tr. mesopedalis (53) geht von den Koxen angefangen durch den ganzen Fuß bis in die Klauen, immer mehr zur dorsalen Seite der Extremität liegend; sie wird am Anfang von zwei Ästen Tr. mesopedalis anterior (50) und Tr. mesopedalis posterior (51) gebildet, die sich vor dem Eintritt in die Koxen vereinigen; der vordere Ast kommt vom ersten Stigma her, einen kurzen, 'gemeinschaftlichen Stamm mit der tr. bas. transversa alae anterioris bildend, den wir als 13) mesopedoalaris anterior (49) bezeichnen wollen, der hintere vom Stigma II, gleichfalls in einen kurzen, gemeinschaftlichen Ast mit dem hinteren Ende der Tr. bas. transversa alae ant. verschmolzen: 14) Tr. mesopedoalaris posterior (51). — Von der 15) Tr. mesopedalis (53) gehen in der Extremität weiter noch folgende Äste ab: Tr. mesocoxalis (54) zur Koxe, Tr. mesofemoralis (55) im Oberschenkel, Tr. mesotibialis (56) in dem Unterschenkel, beide letztere in den unteren Hälften der zugehörigen Fußteile liegend und die Muskulatur versorgend.

Tr. metapedalis (61) entsteht aus denselben Ästen und hat dieselbe Verzweigung wie Tr. mesopedalis. 16) Tr. metapedoalaris anterior (57) entspringt am hinteren Umrisse des zweiten Stigma. 17) Tr. metapedoalaris posterior (59) vom dritten Stigma; Tr. metapedalis anterior (58) und Tr. metapedalis posterior (60) vereinigen sich vor den Koxen zu einer einheitlichen 18) Tr. metapedalis (61) und diese gibt in der Extremität wieder Tr. metacoxalis (62), Tr. metafemoralis (63), und Tr. metatibialis (64) von sich ab.

Die von den Abdominalstigmen ausgehenden Tracheen sind, wie aus dem vorhergehenden ersichtlich ist, bei allen vorhandenen Stigmen recht schematisch gebaut und verteilt; indem wir also der Übersichtlichkeit wegen das Schema nochmals wiederholen, so begegnen wir bei einem jeden Abdominalstigma als dem mächtigsten Ast einer Tr. arcus dorsalis, die nach außen gebogen, zum Rücken bis über das Stigma geht (etwa zum Anfang des mittleren Drittels der Rückenbreite, bei der Ansicht von oben) und hier, dichotomisch geteilt, einen ihr gleich mächtigen Ast nach vorn, den anderen nach hinten entsendet; die zueinander gekehrten Äste verschmelzen vollständig in eine Tr. anastomotica longitudinalis dorsalis, die alle Stigmen des Abdomens untereinander und in der kontinuierlichen Forstetzung nach vorn mit den beiden thorakalen Stigmen verbindet.

19) Tr. arcus dorsalis stigmatis III (65), (das erste Abdominalstigmenpaar) schickt nach vorn die schon beschriebene Tr. metapedoalaris posterior; nach innen zu den Eingeweiden wird ein ramus visceralis (66) abgegeben, nach außen geht eine kleine Tr. pleuralis (67) ab; es sind hier keine weiteren Äste zu verzeichnen.

20) Tr. arcus dorsalis stigmatis IV (das zweite Abdominalstigmenpaar) (68), hat eine Tr. ramus visceralis (69), eine Tr. ramus pleuralis (70), dann eine recht dünne Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis IV—VI (71), die in der nächsten Nähe vom Stigma hinten und unten ausgeht und beide Stigmen in der Querrichtung verbindet; dieselbe entsendet nach vorn einen astförmig verteilten bis zum Hinterrande des Metathorax reichenden selbständigen ramus anterior (72), der mit keiner Trachee in Verbindung steht.

21) Tr. arcus dorsalis stigmatis V (das dritte Abdominalstigmenpaar (73) hat einen ramus visceralis (74), einen ramus pleuralis (75) und eine einfache, der Seitenäste entbehrende Tr. anastomotica ventralis stigmatis V—V (76).

22) Tr. arcus dorsalis stigmatis VI (das vierte Abdominalstigmenpaar) (77) und dieselbe 23) Tr. a. d. stigmatis VII (82) sind vollständig gleich geteilt; sie haben einen ramus visceralis (78, 83), einen ramus pleuralis (79, 84), eine einfache Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis VI—VI, bzw. stigmatis VII—VII (80, 85) und als novum je einen starken pleural gelegenen, das Pilzorgan (Mycetom mihi, früher »Pseudovitellus«) versorgenden Ast Tr. mycetomatica arcus stigmatis VI et stigmatis VII (81, 86).

24) Tr. arcus stigmatis VIII (das sechste Abdominalstigmenpaar (87), hat einen ramus visceralis (88), Tr. anastomotica ventralis transversa stigmatis VIII—VIII (90); Tr. pleuralis (89) ist schwach.

25) Tr. arcus stigmatis IX (das siebente Abdominalstigma (91), gibt eine Tr. visceralis (92), Tr. anastomotica ventralis transversa stigmatis IX—IX (94), Tr. pleuralis (93), und eine trachea areae glandularum tergiti VIII, (95) welche die Wachsdrüsen des achten Tergites zu versorgen hat.

26) Tr. arcus stigmatis X (das achte Abdominalstigma) (96) gibt gleichfalls eine Tr. visceralis (97), Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis X—X (99), eine pleuralis (98) und eine Tr. areae glandularum tergiti IX (100) ab; nebstdem wird noch eine Tr. terminalis (101) nach hinten entsendet, die das Rectum und die letzten drei Körpersegmente mit den zugehörigen Organen mit

Luft versorgt. Es ist ausdrücklich hervorzuheben, daß die Tergitwülste keine Tracheen besitzen.

Bei einem jeden stufenweise älteren Entwicklungsstadium der Schaumcikaden ist die sekundäre Verzweigung und Verästung der beschriebenen Tracheenäste reichlicher; sie ist am einfachsten bei der ersten Larve und am reichsten entwickelt bei der Imago, was mit dem Wachstum zusammenhängt; sonst hat die letztere denselben Plan des Tracheenverlaufes und dieselbe Zahl und Lage der Stigmen, wie wir sie bei den Larven gefunden haben, wo sie auch bei einzelnen Stadien im Verlaufe der Häutungen nicht geändert werden.

Übersichtliche nomenklatorische Tabelle sämtlicher Tracheen einer Larve des IV. Stadiums von *Philaenus lineatus* L.

(Als Erklärung der Fig. 5.)

Das erste, mesothorakale Stigma.

1. Tr. pleuralis (1).
2. Tr. cephalica externa (2).
    1. Tr. retractorum setarum (3).
    2. Tr. ocularis superior (4).
3. Tr. cephalica interna dorsalis (5).
    1. Tr. cerebralis (6).
    2. Tr. antennalis (7).
    3. Tr. parietalis (8).
    4. Tr. frontalis (9).
    5. Tr. ocularis inferior (10).
4. Tr. cephalica interna ventralis (11).
    1. Tr. protractorum setarum (12).
    2. Tr. clypeolabralis (13).
    3. Tr. labialis (14).
    4. Tr. salivalis (15).
5. Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis I—I anterior (16).
    1. Tr. propedalis (17).
        1. Tr. procoxalis (18).
        2. Tr. profemoralis (19).
        3. Tr. protibialis (20).
    2. Tr. dendritica (21).

6. Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis I—I posterior (22).
    1. Tr. dendritica anterior (23).
    2. Tr. dendritica posterior (24).

Das zweite, metathorakale Stigma.

7. Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis II—II anterior (25).
    1. Tr. dendritica anterior (26).
    2. Tr. dendritica posterior (27).
8. Tr. anastomotica transversa ventralis stigmatis II—II posterior (28).
    1. Tr. dendritica -29).
9. Tr. arcus dorsalis (30).
10. Tr. anastomotica longitudinalis dorsalis stigmatis I—X (31).
    1. Tr. vasomuscularis (32).
1. Tr. alae anterioris.
    1. Tr. alae anterioris basalis transversa (33).
        1. Tr. alae anterioris propriae.
            1. costalis (34).
            2. subcostalis (35).
            3. radialis (36).
            4. medialis (37).
            5. cubitalis (38).
            6. analis (39).
        2. Tr. vasomuscularis (40).
12. Tracheae alae posterioris.
    1. Tr. alae posterioris basalis transversa (41).
        1. Tr. alae posterioris propriae.
            1. Tr. costalis (42).
            2. Tr. subcostalis (43).
            3. Tr. radialis (44).
            4. Tr. medialis (45).
            5. Tr. cubitalis (46).
            6. Tr. analis (47).
        2. Tr. vasomuscularis (48).
13. Tr. mesopedoalaris anterior (49).
    1. Tr. alae anterioris basalis transversa (33), costoradialer Stamm.
    2. Tr. mesopedalis anterior (50).

14. Tr. mesopedoalaris posterior (51).
    1. Tr. alae anterioris bas. transversa (33), cubitoanaler Stamm.
    2. Tr. mesopedalis posterior (52).
15. Tr. mesopedalis (53).
    1. Tr. mesocoxalis (54).
    2. Tr. mesofemoralis (55).
    3. Tr. mesotibialis (56).
16. Tr. metapedoalaris anterior (57).
    1. Tr. alae post. bas. transversa (41), costoradialer Stamm.
    2. Tr. metapedalis anterior (58).
17. Tr. metapedoalaris posterior (59).
    1. Tr. alae post. bas. transversa (41), cubitoanaler Stamm.
    2. Tr. metapedalis posterior (60).
18. Tr. metapedalis (61).
    1. Tr. metacoxalis (62).
    2. Tr. metafemoralis (63).
    3. Tr. metatibialis (64).

Abdominale Stigmen.

19. Tr. arcus dorsalis stigmatis III (65).
    1. Tr. visceralis (66).
    2. Tr. pleuralis (67).
20. Tr. arcus dorsalis stigmatis IV (68).
    1. Tr. visceralis (69).
    2. Tr. pleuralis (70).
    3. Tr. anastomotica ventr. transversa stigmatis IV—IV (71).
        1. ramus anterior (72).
21. Tr. arcus dorsalis stigmatis V (73).
    1. Tr. visceralis (74).
    2. Tr. pleuralis (75).
    3. Tr. anastom. ventralis transv. stigmatis V—V (76).
22. Tr. arcus dorsalis stigmatis VI (77).
    1. Tr. visceralis (78).
    2. Tr. pleuralis (79).
    3. Tr. anastom. transversa ventralis stigmatis VI—VI (80).
    4. Tr. mycetomatica (81).
23. Tr. arcus dorsalis stigmatis VII (82).
    1. Tr. visceralis (83).
    2. Tr. pleuralis (84).

3. Tr. anastom. transversa ventralis stigmatis VII—VII (85).
4. Tr. mycetomatica (86).

24. Tr. arcus dorsalis stigmatis VIII (87).
1. Tr. visceralis (88).
2. Tr. pleuralis (89).
3. Tr. anastomotica transv. ventralis stigmatis VIII—VIII (90).

25. Tr. arcus dorsalis stigmatis IX (91).
1. Tr. visceralis (92).
2. Tr. pleuralis (93).
3. Tr. anastom. transv. ventralis stigmatis IX—IX (94).
4. Tr. glandularum tergiti VII abdominalis (95).

26. Tr. arcus dorsalis stigmatis X (96).
1. Tr. visceralis (97).
2. Tr. pleuralis (98).
3. Tr. anastom. transversa ventralis stigmatis X—X (99).
4. Tr. glandularum tergiti VIII abdominalis (100).
5. Tr. terminalis (101).

3. Entwicklung der Tracheen der Flügel.

Der Vorder- und Hinterflügel der Insekten sind mit einer Anzahl von Tracheen versehen, die artlich sehr konstant sind und größtenteils parallel zur Längsachse der Flügel verlaufen; sie wurden von Comstock-Needham (1897) von dem Flügelvorderrande angefangen der Reihe nach *C*, *Sc*, *R*, *M*, *Cu*, *A* genannt; die ersten vier entstehen bei Plecopteren und einigen Orthopteren aus einem gemeinschaftlichen Stamme und bilden die sogenannte costo-radiale Gruppe, *Cu* und *A* entstehen wieder aus einem von hinten kommenden gemeinschaftlichen Stamme, der als cubito-analer bezeichnet wird.

Diese schematischen Verhältnisse ändern sich mannigfaltig, indem sich die Adern in mehrere Sektoren teilen, oder ganz verschwinden, oder endlich ihren Verlauf ganz beträchtlich ändern.

Comstock-Needham haben in ihrer grundlegenden Arbeit eine reiche Übersicht des Aderverlaufes bei allen Insektenordnungen gegeben mit vielen, für verschiedene Gruppen charakteristischen Beispielen; es erübrigt aber noch vieles durchzuarbeiten, unter anderm die ausführliche Schilderung der kontinuierlichen Tracheenentwicklung der Flügel in allen hintereinander folgenden Stadien der postembryonalen Metamorphose, die soweit mir bekannt ist, noch bei keinem Insekt studiert und veröffentlicht wurde; sie wird also in folgenden

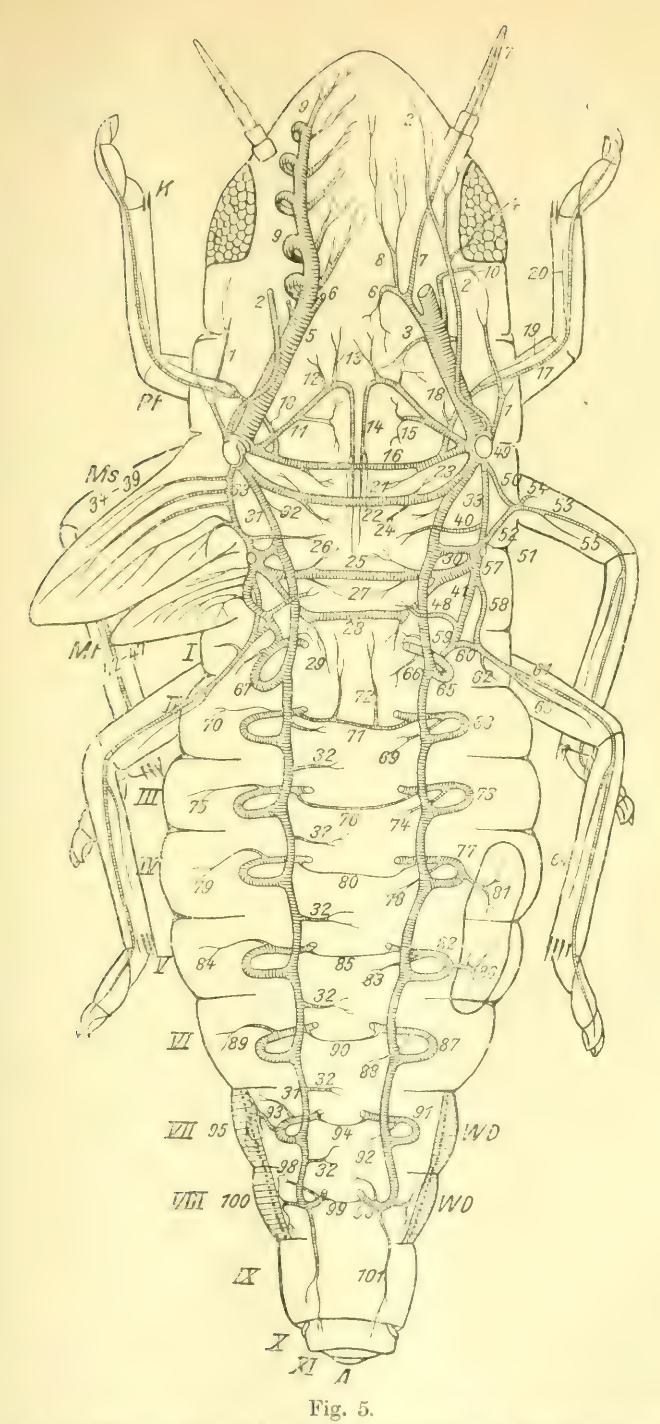


Fig. 5.

Vierte Larve von *Philaenus lineatus* L. *K*, Kopf; *Pt*, Prothorax; *Ms*, Mesothorax; *Mt*, Metathorax; *I—XI*, das erste bis elfte Abdominalsegment; *WD*, Wachsdrüsen des siebenten und achten Abdominalsegments; *1—101*, Erklärung der Bezeichnungen einzelner Tracheen, siehe auf der S. 161; die Flügelscheiden und ihre Tracheen sind auf der rechten Seite der Übersichtlichkeit wegen weggelassen, einige andre als abgeschnittene Stümpfe dargestellt.

Zeilen nach eigenen Befunden bei den sechs hintereinander folgenden Entwicklungsstadien von Philaenus lineatus L. geschildert.

a) Der Vorderflügel.

Das erste Larvenstadium (Fig. 6).

Bei der sehr jungen, kürzlich ausgeschlüpften Larve sind in den schon vorhandenen, kurzen Flügelscheiden keine Tr. alae propriae wahrnehmbar, es ist nur die Tr. alae anterioris basalis transversa und zwar deutlich, kontinuierlich entwickelt, vorhanden; es ist zu bemerken, daß sie nicht, wie Comstock-Needham angeben »as a branch of the dorsal longitudinal trachea of the thorax«, sondern als ein Ast der kurzen Tr. mesopedoalaris anterior vorn, und der mesopedoalaris posterior hinten entsteht; mesopedoalaris anterior und posterior ist relativ am stärksten, 0,005 mm i. D., Tr. bas. transversa am schmälsten, 0,003 mm i. D., mesopedalis anterior und posterior stehen etwa in der Mitte, indem sie 0,004 mm i. D. haben.

Das zweite Larvenstadium (Fig. 7).

Die eben beschriebenen, für das erste Larvenstadium gültigen Verhältnisse ändern sich aber im zweiten Larvenstadium, indem aus der Tr. bas. transv. zwei kurze, dünne, einfache Längstracheen auszuwachsen beginnen, etwa an den Enden des mittleren Drittels derselben: die vordere kann als Ende des costoradialen Stammes, die hintere als das Ende des cubitoanalen Stammes der Tr. bas. transv. gedeutet werden.

Das dritte Larvenstadium (Fig. 8).

Es sind $C + Sc$, R, M, Cu und A vorhanden. Alle diese Tracheen sind nur 0,0015 mm i. D. stark und nur 0,10 mm lang; sie sind gleichzeitig einfach, nicht geteilt, leicht bogenförmig gekrümmt, den Flügelscheidenrand nicht erreichend. — Tr. alae anterioris basalis transversa ist nur 0,15 mm lang; als nächste dem Flügelscheidenvorderrande entstehend ist die $C + Sc$, gemeinschaftlich und ungeteilt nur eine einfache Trachee vorstellend, (in einem Falle sah ich, daß sie ihren Ursprung von der Tr. mesopedalis anterior nahm); 0,06 mm von ihrer Abspaltung nach hinten entspringt R, von diesem in einem Abstande von 0,03 mm nach hinten eine sehr schwache M, 0,03 mm nach dieser $Cu + A1$, die sich weiter nach vorn in Cu (einfach) und A teilt und dicht an jener ($Cu + A1$), $A2$ oder, was sehr häufig ist, aus einem kurzen cubitoanalen Stamme entspringen $Cu + A1$ und $A2$; noch weitere 0,03 mm nach diesen entsteht die starke Tr. vasomuscularis, die über

der anastomotica longitudinalis dorsalis stigmatis I—II zur Dorsomediane zieht und hier das Herz und die longitudinale Rückenmuskulatur versorgt.

Das vierte Larvenstadium (Fig. 9).

Die Verhältnisse der Tr. bas. transv. alae ant. bleiben unverändert; auch die Zahl und der Verlauf der longitudinalen, eigentlichen Flügeltracheen bleibt unverändert; nur ist nun eine Verästelung hinzugetreten: die früher einfache und einheitliche $C + Sc$ teilt sich jetzt in eine vordere kürzere C und eine hintere längere Sc, aber beide haben einen ziemlich langen, gemeinschaftlichen Basalstamm $C + Sc$; R gibt jetzt am Anfang des äußeren Viertels Rs, ab, M ist unverändert geblieben, $Cu + A1$ hat sich verlängert und teilt sich weiter nach vorn in einfachen Cu und $A1$, $A2$ weist nun drei Äste auf: $A2$, $A3$, $A4$, die einem kurzen gemeinschaftlichen Stamme entspringen, der wieder im gleichen Punkte mit $Cu + A1$ seinen Ursprung nimmt; R erscheint nun am längsten und zielt zum Gipfel des Flügels; C und Sc vorn, dann M bis *Anales* hinten, sind stufenweise kürzer.

Das fünfte Larvenstadium (Fig. 10).

Hier ist die erste Zeit nach der Häutung zu unterscheiden, wo die Tracheen in ihrem ganzen Plan sich dem vierten Stadium nähern und die kurze Frist vor der Häutung in die Imago, das fertige Tier.

Verlauf, Gestalt und Verteilung der einzelnen Tracheen bei einer mittelalten Larve des fünften Stadiums erscheint folgendermaßen: $C + Sc$ bilden einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm, der sich bald in eine selbständige C und eine Sc teilt; C verläuft dem Vorderrande entlang, leicht wellenförmig gekrümmt, nicht in einem großen Abstande von demselben und endigt etwa in der Hälfte der Länge der Flügelscheide, ohne mit irgend welcher der übrigen Tracheenäste zu anastomosieren; Sc ist in dem ersten Viertel der Länge nach hinten bogenförmig gekrümmt, in dem zweiten Viertel nach vorn, das dritte Viertel ist gerade, mit der Flügelscheidenachse parallel verlaufend, das letzte Viertel teilt sich dichotomisch und schickt einen Ast nach vorn, einen nach hinten, die dem Vorderrande entlang und unweit desselben ohne zu anastomosieren hinziehen; das innerste Viertel der Länge tangiert beinahe mit dem Gipfel seiner Biegung den R, das dritte Viertel geht in seiner (R) nächsten Nähe. — R hat einen ganz kurzen, gemeinschaftlichen Stamm mit M, dann biegt sich sein inneres Drittel nach vorn und geht parallel mit der ganz gleich gekrümmten, ihm angeschlossenen M; das mittlere Drittel ist gerade und in der Hälfte seiner Länge zweigt sich der leicht

bogenförmig nach hinten gekrümmte *Rs* ab; das äußerste Drittel ist am Anfang leicht nach vorn gebogen und teilt sich in der Hälfte der Länge dichotomisch in zwei Äste, die sich noch terminal, mit einem Ende nach vorn, mit dem hinteren nach hinten dem Vorderrande entlang

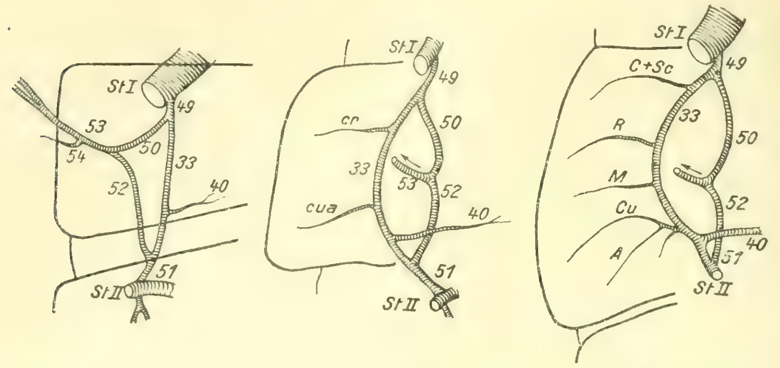


Fig. 6. Erste Larve. Fig. 7. Zweite Larve. Fig. 8. Dritte Larve.

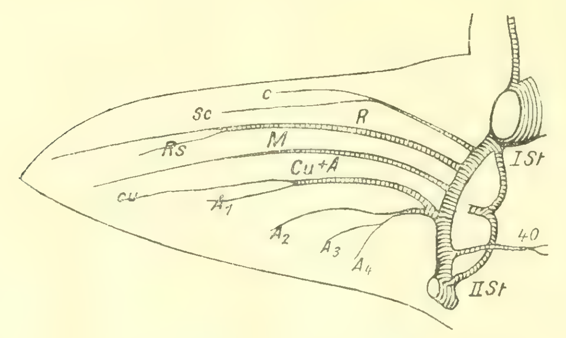


Fig. 9. Vierte Larve.

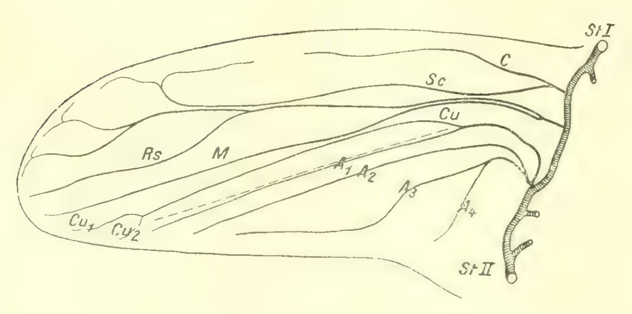


Fig. 10. Fünfte Larve.

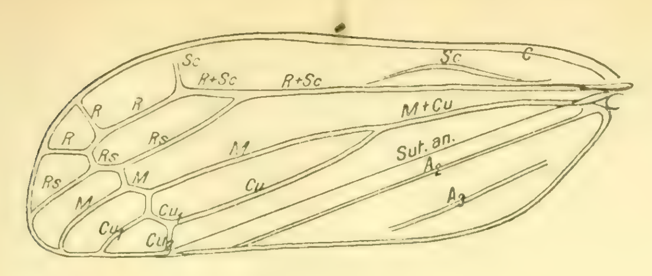


Fig. 11. Imago.

Fig. 6—11. *Philaenus lineatus* L., sechs Entwicklungsstadien des Tracheenverlaufes des Vorderflügels: Erste bis fünfte Larve und sechste Imago. — *StI*, das erste (mesothorakale) Stigma; *StII*, das zweite (metathorakale) Stigma; *C*, Tr. costalis; *Sc*, Tr. subcostalis; *R*, Tr. radialis; *Rs*, Tr. radiosectoralis; *M*, Tr. medialis; *Cu*, *Cu1*, *Cu2*, Tr. cubitalis; *A1—4*, Tr. analis; *Sut.an*, Sutura analis; *cr*, costoradialer Stamm; *cua*, cubitoanaler Stamm; *33*, Tr. alae ant. bas. transv.; *40*, Tr. vasomuscularis; *49*, Tr. mesopedoalaris ant.; *50*, Tr. mesopedalis anterior; *51*, Tr. mesopedoalaris posterior; *52*, Tr. mesopedalis posterior; *53*, Tr. mesopedalis; *54*, Tr. mesocoxalis.

gewendet, kurz teilen. *M* verfolgt in ihrem innersten Drittel, wie eben erwähnt wurde, die Biegung des anliegenden Teiles *R* nach vorn, das mittlere Drittel ist nach hinten gebogen und berührt beinahe auf dem Gipfel der Krümmung den *Cu*, der übrige äußere Teil ist gerade und geht zum Außenrande, wo sich das Ende kurz nach vorn biegt. — *Cu* hat einen ziemlich langen, gemeinschaftlichen Stamm mit *A*1 d. i. *Cu* + *A*1 (beinahe ein Viertel der Länge der Flügelscheiden betragend), der stark nach vorn und innen gekrümmt ist, dann biegt er leicht nach vorn um, berührt beinahe das nach hinten gebogene Mitteldrittel der *M* und geht gerade zum Hinterrande, kurz bevor er sich in kurze *Cu*1 und *Cu*2 geteilt hat. — *A*1 geht, nachdem sie sich vom *Cu* abgezweigt hat, gerade, dem Verlauf der *sutura analis* entlang zum Hinterrande, vor welchem sie endigt; im gleichen Punkte wie *Cu* + *A* auf der Tr. transversa basalis beginnt auch der kleine nach vorn gebogene gemeinschaftliche Stamm *A*3 + *A*4; er teilt sich bald in die längere, lang, verzogen, S-förmig gekrümmte *A*3, deren Endschenkel mit dem Flügelscheidenhinterrande parallel verläuft und in die kurze, nach hinten und außen zielende *A*4.

Zur Zeit des vollen Wachstums des fünften Stadiums, vor der letzten Häutung in die Imago, fangen auf den Flügelscheiden die definitiven Adern und Felder an sich zu bilden, deren Verlauf mit dem Verlaufe der larvalen Tracheen öfter nichts gemeinschaftliches hat; dieses gilt namentlich von den kurzen Queradern des Flügelendes, die, bei der Imago die Apikalfelder teilweise nach innen abgrenzen und erst jetzt sich unabhängig von den Tracheen als Stützleisten modellieren.

Das sechste Stadium, die Imago (Fig. 11).

Aus der *C* bleibt nur ein Überbleibsel übrig; *Sc* und *R* sind noch ein Stückchen hinter dem Absprung des *Rs* innig in eine Ader *Sc* + *R* verschmolzen und gehen parallel mit der Flügelachse nach außen; das Ende des *R* biegt unter einem stumpfen Winkel schräg nach hinten um, der Rest der *Sc* nach vorn zu den Flügelrändern, obzwar nur als recht undeutliche Adern; *M* und *Cu* verschmelzen fast in der ganzen inneren Hälfte des Flügels in eine einzige Ader *M* + *Cu*, dann teilen sie sich von neuem in eine vordere selbständige *M* und eine hintere Ader *Cu*, der seine ursprüngliche Endteilung in *Cu*1 und *Cu*2 auch im Imagozustande beibehalten hat; *Cu*1 geht schräg nach außen und hinten, *Cu*2 senkrecht zum Hinterrande, wo er in dem marginalen Ende der sutura analis endigt; *A*1 verschwindet auf dem fertigen Flügel vollkommen, an ihrer Stelle ist nun, ihren Verlauf andeutend, die deutliche *sutura analis*; *A*3 geht gleichfalls mit den beiden vorhergehenden parallel, aber es sind von ihr etwa nur die innersten zwei Viertel erhalten, das erste und das letzte Viertel sind verloren gegangen.

Vom vorderen Ende des *R* über *Rs* und *M* gehen zum Ende des inneren Drittel des *Cu*1 kurze Queradern, welche die Apikalfelder umgrenzen.

Die einzelnen Flügelfelder zu beschreiben ist nicht notwendig, sie haben sehr geringen, allgemein morphologischen Wert und ihre artlich verschiedene Gestaltung läßt sich lediglich nur systematisch verwerten; ihren Namen führen sie nach den Tracheen, die ihre vordere Grenze gebildet haben. — Das Studium der Tracheisation des entwickelten Flügels der Imago muß zeitlich sogleich nach der Häutung, vor der völligen Ausfärbung des Tieres, vorgenommen werden, da später die anfangs auch bei der Imago vorhandenen Tracheen rückgebildet werden.

b) Der Hinterflügel.

Die Verhältnisse der Tracheisation des Hinterflügels während der postembryonalen Entwicklung sind dieselben, wie auf dem Vorderflügel, bis auf kleine Unterschiede, die erst nach der definitiven Organisation des Flügels im Imagozustande bedeutender werden.

Trachea basalis transversa alae posterioris nimmt ihren Ursprung gleichfalls vorn als Zweig der metapedoalaris anterior, die hinter dem zweiten Stigmenpaare entspringt und hinten als Zweig der metapedoalaris posterior, die wieder von dem Dorsalarcus des Stigma III (das erste Abdominalstigma) sich abzweigt; von ihr gehen dann die tracheae alae posterioris propriae und einwärts die Tr. vasomuscularis ab.

Das erste Larvenstadium (Fig. 12).

An dem ersten Stadium, in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei finden wir die länglichen Flügelscheidentracheen nicht; es ist hier nur die Tr. basalis transversa alae posterioris vorhanden und die kurze vasomuscularis.

Das zweite Larvenstadium (Fig. 13).

Es sind jetzt zwei ganz schwache, kurze Längstracheen entwickelt, von denen wir die vordere als Ende des costoradialen, die hintere als Ende des cubitoanalen Stammes auffassen können.

Das dritte Larvenstadium (Fig. 14).

Es sind kurze, einfache, ungeteilte $C + Sc$, R, und M vorhanden, die nahe voneinander entspringen und ein einfacher Cu, nebst einer einzigen A, die (Cu und A) ihren Ursprung aus einem kleinen gemeinschaftlichen Stämmchen $Cu + A$ nehmen; keiner von den aufgezählten Ästen hat irgendwelche Sektoren, alle sind dünn, unansehnlich, entweder gerade, oder leicht nach vorn verbogen, zum Rande ziehend, vor dem sie, ohne ihn zu erreichen, endigen.

Das vierte Larvenstadium (Fig. 15).

Auffallenderweise finden wir im vierten Larvenstadium ganz dieselben Verzweigungsverhältnisse, dieselbe Zahl und denselben Verlauf der Tracheen, wie in den Vorderflügelscheiden desselben, vierten Larvenstadiums und zwar: eine gemeinschaftliche $C + Sc$, die sich weiter nach vorn in C und Sc teilt, R mit Rs, eine einfache M, eine gemeinschaftliche $Cu + A1$, die sich weiter nach vorn in den einfachen Cu und A teilt; eine aus demselben Punkte wie $Cu + A1$ ausgehende $A2$, die weiter nach vorn noch $A3$, $A4$ abgibt.

Das fünfte Larvenstadium (Fig. 16).

In diesem Stadium, durch den weiteren Fortschritt in der Entwicklung, ändern sich die Tracheen, was die gegenseitige Lage gegeneinander anbelangt, folgendermaßen: die wieder einfache $C + Sc$ erscheint ganz unbedeutend und befindet sich evident auf dem Wege der regressiven Entwicklung, sie wird kürzer, einfacher und verschwindend; R bleibt in der ganzen Länge des Flügels entwickelt und geht parallel mit dem geraden Vorderrande, zu dem er einen ganz kurzen Zweig abgibt; Rs ist entwickelt; M bleibt einfach, ungeteilt und verläuft im ganzen in derselben Richtung, wie der Vorderrand und R; Cu wird auffallend lang, er teilt sich nun am Ende in kurze $Cu1$ und $Cu2$, die

deutlich verschwinden; *A*1 hat mit dem *Cu* einen ziemlich langen gemeinschaftlichen Stamm, *A*2 ist im ganzen Verlaufe selbständig, *A*3 hat einen gemeinschaftlichen kurzen Stamm mit *A*4, beide ver-

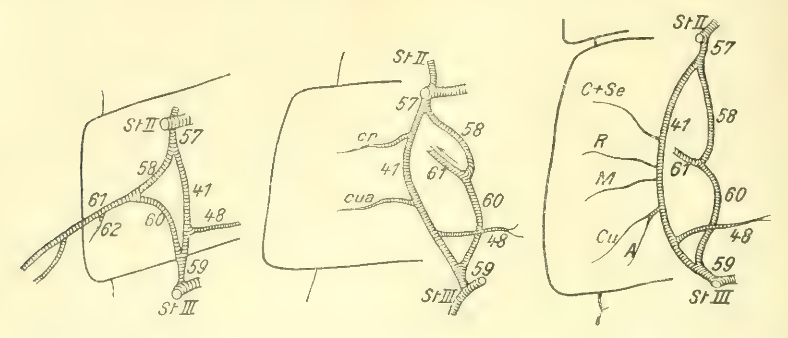


Fig. 12. Erste Larve. Fig. 13. Zweite Larve. Fig. 14. Dritte Larve.

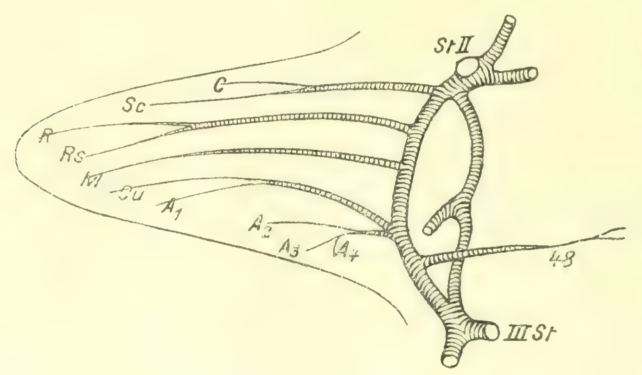


Fig. 15. Vierte Larve.

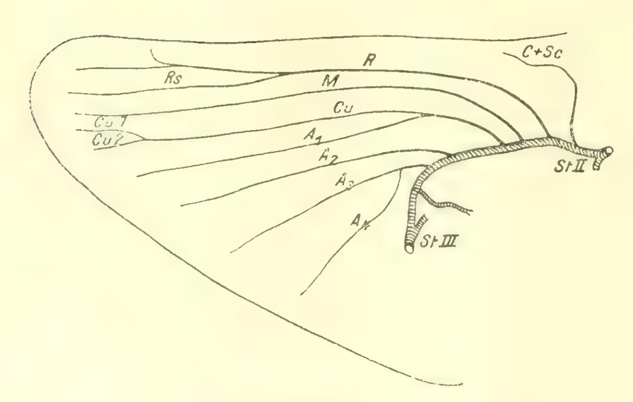


Fig. 16. Fünfte Larve.

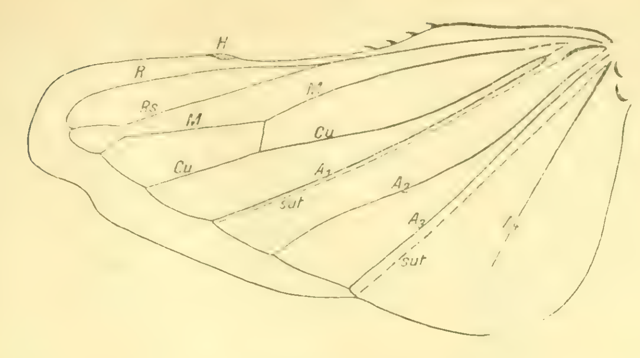


Fig. 17. Imago.

Fig. 12—17. *Philaenus lineatus*, sechs Entwicklungsstadien des Tracheenverlaufes des Hinterfügels: Erste bis fünfte Larve und sechste Imago. — *St.II*, das zweite (metathorakale) Stigma; *St.III*, das dritte (erste abdominale) Stigma; *C*, Tr. costalis; *Sc*, Tr. subcostalis; *R*, Tr. radialis; *Rs*, Tr. radiosectoralis; *M*, Tr. medialis; *Cu*, *Cu1*, *Cu2*, Tr. cubitalis; *A*, *A1*, *A2*, *A3*, *A4*, Tr. analis; *sut*, Suturen des Analfeldes; *H*, Haftvorrichtung; *cr*, Ende des costoradialen Stammes; *cua*, Ende des cubitoanalen Stammes; *41*, Tr. alae post. bas. transv.; *48*, Ts. vasomuscularis; *57*, Tr. metapedoalaris anterior; *58*, Tr. metapedalis anterior; *59*, Tr. metapedoalaris posterior; *60*, Tr. metapedalis posterior; *61*, Tr. metapedalis; *62*, Tr. metacoxalis.

laufen in einem ziemlich großen Abstande voneinander, nach außen und hinten.

Das sechste Stadium, die Imago (Fig. 17).

C + *Sc* erscheint als kurze Ader des innersten Flügelvorderranddrittels; *R* und *Rs* sind in ihrer ganzen Länge erhalten, *M* ist gleichfalls in ihrer ganzen Länge erhalten und entwickelt; sie ist in der äußeren Hälfte zweimal gebrochen und zwar zuerst nach hinten, wo die neu entwickelte, des trachealen Substrates entbehrende Querader zum *Cu* entspringt und dann weiter nach außen nach vorn, wo eine gleichwertige Querader zum *Rs* gebildet wird; *Cu* ist im ganzen Verlaufe entwickelt, die Teilung in *Cu*1 und *Cu*2 ist verschwunden, beide Adern fehlen vollständig; *A*1, *A*2, *A*3, *A*4 sind sehr gut erhalten und alle erreichen die Flügelrandader, *A*1 liegt entlang der deutlichen sut. analis alae posterioris anterior, hinter der *A*3 hat sich ein neues Flügelanalfeldgelenk: sutura analis posterior entwickelt, in dem sich der große, hinter ihm gelegene Teil des Analfeldes, durch Adduction, mit seiner Oberseite zur Körperoberfläche gewendet, zusammenlegt.

Außerdem ist der früher gerade Vorderrand des Flügels in der äußeren Hälfte etwas bogenförmig ausgerandet und am Anfang des äußeren Drittels hat sich ein besonderer Auswuchs, als Haftvorrichtung gebildet, bei dem der Hinterflügelvorderrand gefaßt wird, wenn das Tier die Vorderflügel zum Fliegen entfaltet; der Flügelgipfel ist ab-

gestutzt abgerundet und unter ihm ist der Rand genügend eingeschnitten; einen zweiten Ausschnitt des Randes finden wir bei der Mündung der $A3$.

Bei dem ersten Larvenstadium von *Aphrophora salicis* (Fig. 18) habe ich auf den Vorderflügelscheiden des ersten Larvenstadiums folgende Verhältnisse beobachtet: mesopedoalaris ant. und post., dann mesopedalis ant. und posterior deutlich entwickelt; Tr. bas. transv. alae anterioris ist nicht kontinuierlich entwickelt, an ihrer Anfangsstelle vorn ist nur ein dünner, kurzer, am Ende leicht gegabelter, costoradialer Stamm, an ihrer Anfangsstelle hinten gleichfalls ein dünner, einfacher, cubitoanaler Stamm und ziemlich starke vasomuscularis, die den vorgehenden an Größe und Länge bedeutend übertrifft; diese eben geschilderten Zustände sind sicher recht ursprünglich und bei den Hemipteren bisher unbekannt.

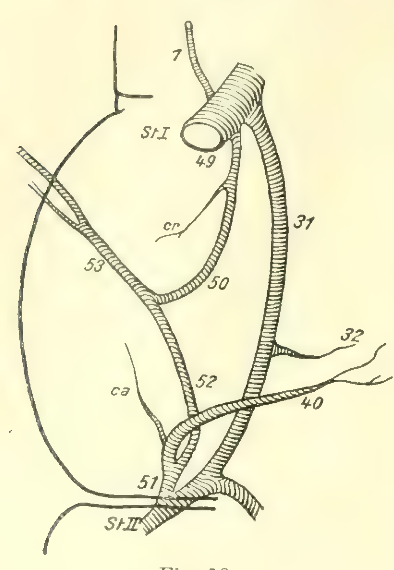


Fig. 18.

Vorderflügelscheiden der ersten Larve von *Aphrophora salicis*. — *StI*, das erste mesothoracale Stigma; *StII*, das zweite metathoracale Stigma; *cr*, costoradialer Stamm; *ca*, cubitoanaler Stamm; *1*, Tr. pleuralis; *31*, Tr. anast. long. dors. st. I–II; *32*, Tr. vasomuscularis; *40*, Tr. vasomuscularis; *49*, Tr. mesopedoalaris ant.; *50*, Tr. mesopedalis anterior; *51*, Tr. mesopedoalaris post.; *52*, Tr. mesopedalis posterior; *53*, Tr. mesopedalis.

Sonst ist die Tracheisation der Flügel bei Cercopiden (*Philaenus lineatus*) im allgemeinen recht reduziert, bei weitem einfacher, als bei der Cicada, die Comstock-Needham studierten und bei *Tettigia orni*, von welcher ich einige Stadien (in litt.) kenne; sie kann also nicht als Ausgangspunkt der Vergleichungsstudien bei Homopteren gelten. — Auf dem Vorderflügel ist hier die Wanderung des M-Ursprunges im vierten Larvenstadium zum R auffallend, da sonst in demselben Entwicklungsstadium bei Cicade M sich sehr zum Cu-Ursprung nähert, ja mit ihm zusammenfließt; auf dem fertigen Flügel verschmelzen jedoch M und Cu auf ziemlich weiter Strecke in eine gemeinschaftliche $M + Cu$ zusammen; dortselbst ist auch die typisch bei Hetero- und Homopteren vorkommende $R + Sc$ vorhanden; die bei *Cicade* reichlich geteilte M ist hier ganz einfach. — Auf dem Hinterflügel bleibt M auch an ihrer Basis selbständig, in allen Stadien, sie verläuft ganz

mittelständig; auf dem fertigen Hinterflügel verschwindet die Verzweigung des *Cu* in *Cu*1 und *Cu*2, die bei der *Cicade*, ja auch bei *Philaenus spumarius* und *Aphrophora alni* erhalten bleibt; es bildet sich hier weiter als novum ein Flügelgelenk zwischen *A*3 und *A*4: *sutura analis posterior*.

Meines Wissens wurde bisher eine detailierte Beschreibung des Tracheensystems bei den Cikaden nicht veröffentlicht, es sind nur die übersichtlichen Studien Handlirschs über die Zahl der Stigmen bei den Rhynchoten wohlbekannt.

Auch die bisher publizierten Beschreibungen der Tracheensysteme bei übrigen Insektenordnungen[1] sind so dürftig morphologisch und nomenklatorisch ausgearbeitet, daß der Verfasser es unterläßt, etwaige Vergleichungen und Homologisierungen durchzuführen; es läßt sich erwarten, daß auch auf diesem Gebiete präzise vergleichende Studien zu wichtigen Resultaten, namentlich in den phylogenetischen Fragen führen werden.

Die vorgeschlagene Nomenklatur scheint nach mehreren Vergleichungen mit verschiedensten Typen des Tracheenverlaufes bei zahlreichen Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen (in litt.) fähig zu sein, alle Eventualitäten der anatomischen Verhältnisse des Tracheenverlaufes ungezwungen ausdrücken zu können.

V. Funktionen des Luftkanals.

1. Luftschöpfen.

(Vgl. Fig. 1, *I*, *II*, *III*.)

Bevor die Luft in die Stigmen und das Tracheensystem eintritt, muß sie den Luftkanal passieren; dieser ist, wenn das Tier sich im Schaume bewegt voll von Luft und verschlossen, indem alle Tergitwülste zugeklappt sind und die hintere Öffnung des Kanales durch das eingezogene zehnte Abdominalsegment verpfropft wird. — Wenn Mangel an Luft eintritt, ist das Tier genötigt, sich frische Luft zu verschaffen; es wiederholt sich hier die Erscheinung, der wir bei allen wasserbewohnenden Insekten mit offenem Tracheensystem begegnen, nur die Lösung des Problems ist hier eine von allen bisher bekannten abweichende, die Luft wird den Stigmen durch eine Neuerwerbung, durch den Luftkanal zugeführt. Zu diesem Zwecke kriecht das Tier, das mit dem Kopfe nach unten gerichtet in dem Schaume sitzt, soweit nach oben,

[1] Bibliographie über Tracheensystem der Insekten ist ausführlich aufgezählt in dem Artikel Handlirschs und in dem Handbuche Berleses.

bis es mit dem Ende des Abdomens die Atmosphäre, die Oberfläche des Schaumes erreicht[1].

Wenn die Luft erreicht ist, streckt die Larve das zehnte Abdominalsegment nach hinten aus und öffnet gleichzeitig im Niveau der Oberfläche des Schaumes die hintersten Tergitwülste, also jene des neunten Abdominalsegmentes, indem sie die hinteren Ecken derselben voneinander entfernt; es entsteht hiemit in dem Luftkanal hinten eine Öffnung, die von hinten trapezförmig erscheint und durch eine, das zehnte Sternit in eine vordere größere und eine hintere kleinere Hälfte halbierende Linie, seitlich durch die, jetzt abstehenden Hinterränder der neunten Tergitwülste gebildet wird; von unten erscheint die Öffnung V-förmig und ist seitlich durch die inneren Ränder der zehnten Tergitwülste begrenzt; die untere und hintere Öffnung geht in der Linie, die beide Hinterecken der zehnten Tergitwülste verbindet, ineinander über (Fig. 1, III).

Bis zu den Rändern dieser eben beschriebenen Öffnung reicht das Wasser und der Schaum, wenn das Tier hinten den Luftkanal öffnet; sonst ist die ganze übrige Körperoberfläche samt dem Tergit und der hinteren Hälfte des zehnten Sternits, dem ganzen elften Segmente und Anus »unter dem Wasser«.

In dieser Position verbleibt das Tier ruhig längere Zeit und schöpft die Luft in das Tracheensystem durch Bewegung der Sternite mit der dorsoventralen Muskulatur, die eine Frequenz von etwa 72 Zusammenziehungen in einer Minute beträgt; wenn das Tier gereizt wird oder es will Lage, Aufenthaltsort ändern, schließt es den Luftkanal und wan-

[1] Das Gesagte gilt für *Philaenus lineatus*, dessen Schaum den Gräsern (*Poa* usw.) anhaftet, infolge der Schwerkraft herabfließt, nach unten höher und gewölbt, nach oben flacher und niedriger wird; bei *Philaenus spumarius*, dessen Schaum auf den flachen, saftigen Blättern aller möglicher Pflanzen zu finden ist (z. B. am häufigsten auf *Taraxacum*, *Plantago*, *Cirsium*, *Rumex*, *Oenothera*, *Fragaria*, *Centaurea*, *Rubus*, *Sammbucus nigra*, allen Ranunculen, verschiedensten Umbeliferen, namentlich *Chaerophyllum* und *Cerepholium* usw.) — ist die Masse des Schaumes mehr gleichmäßig auf der Blattfläche verteilt; dasselbe gilt von den großen, mehr trockenen am Boden liegenden Schaumhaufen der *Aphrophora alni*-Larven, die sich merkwürdigerweise dicht am Boden an den Stengeln und Wurzeln von *Rubus* und *Ranunculus repens* entwickeln, und erst im Imagozustande auf die manchmal recht entlegenen Erlen wandern, wo sie als erwachsenes Tier leben und sich schließlich kopulieren, um wieder an *Rubus*- und *Ranunculus*-Blätter und -Stengel die Eier vor dem Eintritt des Winters zu legen; hier wandern die Larven, um die Luft zu schöpfen, zum Rande des Schaumes. Die Verhaltnisse der sich an den Weiden (n. *Salix caprea*) enwickelnden *Aphrophora salicis*-Larven ähneln mehr jenen von *Philaenus lineatus*.

dert behaglich längere Zeit unter dem Wasser herum, was auch zwei bis drei Minuten andauern kann, bis es durch die Luftnot zum neuen Luftschöpfen genötigt wird.

Es ist anzunehmen, daß die Luft auch in den Schaumblasen frisch ist, da sie leicht mit der Atmosphäreluft diffundieren kann und man beobachtet auch oftmals, daß die Larven manchmal mit dem Abdomenende die Schaumoberfläche nicht erreichen, sondern in einer größeren Luftblase die Luftkanalöffnung öffnen und auf diese indirekte Art die Luft schöpfen.

Wenn wir die einzelnen Tergite näher betrachten, so sehen wir, daß dieselben ziemlich tiefe, intersegmentale Furchen haben und es ist begreiflich, daß zwischen dem neunten und zehnten Segmente, von welchen der letztere der Tergitwülste entbehrt, an dieser Stelle die Flüssigkeit in den Luftkanal eindringen könnte. Um dieses zu verhindern, finden wir auf dem in Rede stehenden Übergange eine eigentümliche Vorrichtung, die ihre Aufgabe vollkommen erfüllt; es haben sich nämlich hier durch teilweises Emporheben des Tergitrandes muschelschalenartige intersegmentale Plättchen (Fig. 19) gebildet, deren Außenseite breit abgerundet ist und über der Körperoberfläche höher liegt[1], wogegen die Innenseite allmählich in die Struktur des anliegenden Luftkanales übergeht; die ganze Fläche der »Muscheln« ist mit winzigen dünnwandigen Näpfchen bedeckt, als würde man leere

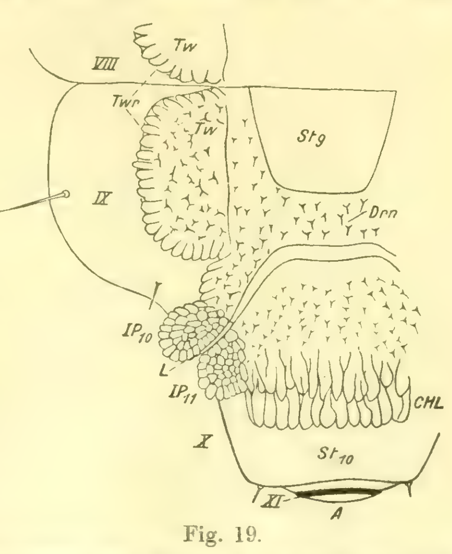


Fig. 19.

Aphrophora salicis. Körperende der ersten Larve in KOH ausgekocht, von unten (ein Teil der linken Seite ist weggelassen). — *VIII, IX, X, XI*, Körpersegmente; *St9, St10*, das neunte und zehnte Sternit; *A*, Anus; *Tw*, innere Seite der abstehenden und aufgemachten Tergitwulste; *Twr*, Tergitwülstenränder; *IP10, IP11*, intersegmentale Plättchen des zehnten und elften Segmentes; *L*, Leisten an der Basis derselben, dazwischen der Ausführungsgang der neunten und zehnten intersegmentalen Drüsen; *CHL*, flache Chitinläppchen an der Grenze der vorderen Hälfte des zehnten Sternites, wo die Plättchen des hinteren neunten Tergitwulstenrandes beim Schließen des Luftkanales angedrückt werden; *Dr*, Dornen der inneren Fläche des Luftkanales.

[1] Gruner hat diese Plättchen mit wenig Glück als Paratergite bezeichnet; sie können eher als Tergitwülste gedeutet werden und zwar als Teile des IX. und des X. Segmentes.

halbierte Eierschalen nebeneinander dicht aufstellen, — deren Ränder sich beinahe berühren und deren Höhlen dicht mit sekundär bedornten scherbenartigen Auswüchsen bedeckt sind; die schlüpfrig zähe, wässerige Flüssigkeit des Schaumes macht immer unausbleiblich an den Rändern dieser sinnreichen Vorrichtung halt, sobald das Tier den Luftkanal öffnet, wie ich mich unzähligemal unter dem Mikroskope überzeugt habe.

Bei näherer Betrachtung dieser Gebilde (intersegmentale Plättchen) an den, in KOH ausgekochten Tieren (das Chitinskelet im Wasser auf einer Schale untersucht, wodurch die Krümmungen und Abflachungen durch das Deckgläschen vermieden werden) zeigt sich schon äußerlich, daß sich auf der Basis der Plättchen starke Chitinleisten befinden, um welche sich das sehr bewegliche und rührige zehnte Segment als um Scharniere pendelartig bewegt und die zwischeneinander eine spaltförmige Öffnung freilassen; auf den Schnittserien kann man sich überzeugen, daß hier an dieser Stelle große sackförmige Drüsen ausmünden. — Bei dem zweiten Larvenstadium (Fig. 20), auf einem horizontal geführten Schnitte untersucht, bestehen sie aus zwei beiderseits dicht nebeneinander liegenden sackförmigen Lappen, die 0,4 mm lang und 0,3 mm breit sind; der innere Lappen gehört zum zehnten, der äußere zum neunten Abdominaltergit; sie bestehen aus wandständigen plasmaarmen Zellen, mit 0,06 mm i. D. messenden rundlichen, chromatinreichen Kernen; außen ist eine membrana propria zu bemerken, innen ein mit feinkörniger Materie gefülltes Lumen, die das ausgeschiedene Sekret vorstellt; ich sah keine eigene Muskulatur; es sind keine besonderen Ausführungsgänge vorhanden, die Sekrete diffundieren offenbar durch das das Lumen bedeckende Chitin und werden ätherischer, flüchtiger Natur sein; die Larven sind für den menschlichen Geruchsinn geruchlos.

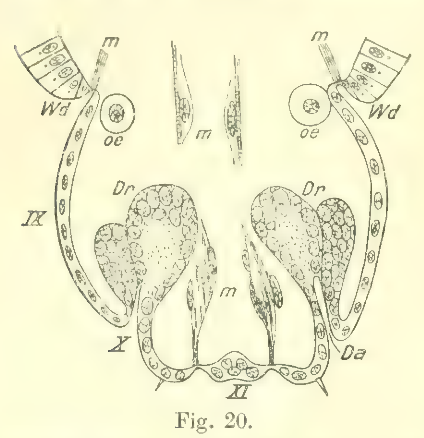


Fig. 20.

Philaenus lineatus L., horizontaler Schnitt durch das Körperende einer Larve des zweiten Entwicklungsstadiums. — *IX*, *X*, *XI*, Bezeichnung der Körpersegmente; *Da*, Ausführungsgang der neunten und zehnten intersegmentalen Drüsen; *Dr*, die aus zwei Lappen bestehende neunte und zehnte intersegmentale Drüse; *m*, Muskel; *oe*, Oenocyt; *Wd*, ein Teil des Wachsdrüsenfeldes des achten Segments.

Was die Funktion dieser Drüsen anbelangt, so glaube ich eine

zweifache Erklärung als plausibel zu finden. Erstens kann es sich um Abwehrdrüsen handeln, denn der Luftkanaleingang ist die einzige Stelle, wo die feindliche Welt den Zutritt zu den in der Flüssigkeit untergetauchten Larven findet, zweitens kann da gleichzeitig ein Sekret produziert werden, das die Tiere zusammenbringt, denn sie sind öfter, namentlich im ersten Larvenstadium, bei *Aphrophora salicis* in beträchtlichen Kolonien zu finden; so fand ich auch 50 Einzelstücke in einem verhältnismäßig kleinen Schaumhaufen beisammen; sie konnten mit vereinigten Kräften sicher einen größeren Schaumhaufen zusammenbringen und besseren Schutz damit erzielen, als es ein einziges winziges Individuum imstande wäre.

Ein Analogon oder sogar Homologon dieser Drüsen mit den allbekannten Dorsaldrüsen der Heteropterenlarven ist nicht ausgeschlossen!

2. Die Blasenbildung.

Übersichtlich genommen, finden wir in der Literatur über die Blasenbildung der Schaumcikadenlarven folgende Angaben und Ansichten: der alte DEGEER sah die Luftblasen des Schaumes samt der Flüssigkeit aus dem After hervortreten; FABRE beschreibt gar eine besondere Luftfangmaschine, die von zwei Flügeln des Abdomenendes gebildet sein soll, aus der Flüssigkeit hervorgestreckt wird, die Luft fängt, dann wieder untertaucht und hier in der Flüssigkeit die Luftblase losläßt. — GRUNER erblickt in demselben Luftfangapparat oder »Tasche« »einen Sammelbehälter für die in sie einströmende Darmflüssigkeit, die hier durch Tracheenluft schaumig aufgetrieben wird und vermag die aktive Betätigung dieses Organs nur darin zu sehen, daß durch die Kontraktionen der, ihre seitlichen Begrenzungen bildenden Tergitwülste, die Schaumkugeln aus ihr herausgedrückt werden«. — Meine persönlichen Beobachtungen wurden an einigen Larven (successive) gemacht, die ich aus der Flüssigkeit herausgenommen, gereinigt und auf frische, lange, saftige Stiele gesetzt habe; die Stiele wählte ich so lang, daß sie mit einem Ende im Wasser gehalten werden konnten, so daß sie lange frisch blieben, um die Bedingungen am natürlichsten zu schaffen, z. B. *Chaerophyllum-*, *Ranunculus-* oder auch *Plantago majus*-Blätter; die Larven fingen alsogleich, nach einigem Herumwandern an, sich festzusetzen und den Kopf nach unten gerichtet, zu saugen; kurz darauf erschien das Körperende mehr feucht, um die Larve begann sich Flüssigkeit anzusammeln, die unter den Bauch floß; die Larve drückte nun den Kopf fest zur Unterlage, hob

das Abdomen und zog es einigemal kräftig aus und ein (vgl. S. 185); als schon eine genügende Menge der Flüssigkeit sich angesammelt hatte, fing die Larve auf einmal an die Blasen zu produzieren und zwar folgendermaßen: die Larve ist in der Position des ruhigen Atems, auf einmal schließt sie die hintere Luftkanalöffnung zu, taucht das Abdomenende in die Flüssigkeit und hebt es schnell wieder aus derselben, im Momente des Emporhebens die Luftkanalöffnung von neuem öffnend und in die Flüssigkeit eine Luftblase herauslassend, die dem V-förmigen unteren Schlitzeingange des Luftkanals entlang, in die Flüssigkeit hinuntergleitet und in ihr verbleibt; die Luft wird nun von neuem durch den offenen Kanaleingang geschöpft, das Körperende allsogleich wieder in die Flüssigkeit getaucht und dieses wiederholt sich so oft, bis eine genügende, zur vollständigen Deckung der Larve notwendige Luftblasenmenge geschaffen ist. Die Blasenfabrikation geht in ziemlich raschem Tempo vor sich, etwa einmal in der Sekunde. — Es war also der alte Beobachter FABRE der Wahrheit am nächsten, so nahe, als es ihm die Lupe gestattet hat; es ist begreiflich, daß die »pochette« FABRES und »Tasche« in GRUNERS Sinne nicht existieren, sondern nur der von uns am Anfang des Artikels beschriebene Luftkanal.

Die Häutungen vollziehen sich im Schaume; nur die letzte Larve häutet sich bei *Aphrophora* außerhalb des Schaumes auf freien Blattflächen; die letzte Häutung bei *Philaenus* geschieht in dem Schaume, aber in einer überaus großen Blase, deren Wände sehr zäh und elastisch sind; dieselbe wird von der letzten Larve zu diesem Zwecke extra fabriziert, die fertige, genügend trockene Imago verläßt dieselbe dann mit einem kräftigen Sprung.

VI. Herkunft der Schaumflüssigkeit und ihres Verschaumungsvermögens.

Die Flüssigkeit, in der die Luftblasen suspendiert werden, entsteht nach DEGEER samt den Luftblasen im After, nach FABRE, GRUNER, GUILBEAU ist sie eigentlich nur Darmexkretion, nach BERLESE wird sie von den Wachsdrüsen des VII. und VIII. Abdominaltergites sezerniert; GUILBEAU hat diese Drüsen künstlich mit heißer Nadel zerstört, die Versuchstiere überstanden die Operation gut und sezernierten die Flüssigkeit weiter, die also nur von dem After herkommen konnte; wenn er dagegen mit einem Stückchen Papier, das mit Kanadabalsam benetzt war, die Afteröffnung verklebte, wurden die Versuchstiere nach längerem Saugen dick, bekamen einen recht aufgetriebenen Bauch, aber es zeigte sich keine Flüssigkeit unter ihnen. — Ganz einfach habe

ich mich über die Herkunft der Flüssigkeit aus dem After dadurch überzeugt, daß ich kräftige, vollgesaugte Larven ein wenig an dem Kopfe zerrte, sodaß sie bewegungslos waren; die Füße übten keine willkürlichen Bewegungen mehr aus, die Bewegungen des Abdomenendes aber blieben erhalten, offenbar durch die unverletzten Bauchganglien reflektorisch ausgelöst; nun habe ich die Larve an dem Kopfe so auf dem Objektglase befestigt, daß ich bei schwacher Vergrößerung und bei auffallendem Licht die Afteröffnung untersuchen konnte. — Diese öffnete sich in ziemlich kurzen Intervallen und nun war ganz klar zu sehen, wie aus dem After immer ein durchsichtiger Tropfen heraustrat, der sogleich über der Oberfläche des Insektes zerfloß.

Verschaumungsvermögen der Afterflüssigkeit.

Guilbeau hat das Aftersekret der geheilten Individuen, denen er die Wachsdrüsen mit heißer Nadel zerstört hat, aufgefangen und mit dünnen Glasröhrchen durch künstliches Einblasen der Luft verschaumen wollen; es gelang nicht. Unbedingt notwendig ist also, daß die Afterflüssigkeit noch durch irgendeinen Prozeß die Fähigkeit bekommt, die Luftblasen aufzuhalten und lange fesseln zu können, etwa wie das die Kinder durch Zusatz von Seife zum gewöhnlichen Wasser, beim Fabrizieren der Blasen anstellen. — Guilbeau meint, daß dieser Zusatz in dem Sekrete der Wachsdrüsen zu suchen ist und schreibt: "I am convinced, that these glands secrete a mucilaginous substance"[1].

Man kann in der Tat an den Wachsdrüsenfeldern äußerlich bei allen Larven unsrer einheimischen Philaenen und Aphrophoren schon makroskopisch oder schon bei kleiner Lupenvergrößerung perlmutterartige, glänzende schuppenförmige Sekrete finden, die mit einer Nadel leicht herunterzubringen sind; im Wasser oder in Glyzerin unter dem Mikroskope bei bedeutenderen Vergrößerungen untersucht, sind sie an dem hinteren, freien Rande dünner und zerfranzt, wie aufgelöst, dabei zeigen sie deutlich eine feinfädige Struktur.

Behufs chemischer qualitativer Analyse habe ich von mehreren Individuen eine genügende Menge der in Rede stehenden Materie zusammengebracht und einige Prüfungen damit unternommen, deren Resultate ganz sicher schließen lassen, daß es sich bei der fraglichen Substanz ganz unbedingt um Wachs, etwa derselben Zusammensetzung wie bei Cicaden (Flatiden) handelt.

[1] Gruner dagegen, hat an den Drüsen eine fettartige oder wachsartige Substanz kleben gesehen, von der er glaubt, daß sie zum Einschmieren der Lufttasche dient, er konnte sie in Alkohol und Chloroform auflösen.

1) Die untersuchte Masse löst sich nicht im Wasser und Glyzerin, sie schwimmt auf heißem Wasser und fließt zu einer Kugel zusammen, die amorph, schollenartig erscheint und unter dem Deckgläschen sich zerdrücken läßt, eine gewisse Zähigkeit und Kohäsion kundgebend.

2) Im Alkohol ist sie langsam löslich.

3) Im kalten Terpentin löst sie sich äußerst schnell ohne Überbleibsel auf.

4) Im Carboneum tetrachloratum und Chloroform löst sie sich schnell auf, in irisierende Tropfen, die schnell wieder in der Flüssigkeit zerfließen.

5) Im warmen 20%igen KOH wird sie gut gelöst.

6) In der warmen Essigsäure wird sie ohne Rückbleibsel aufgelöst und kristallisiert aus der Lösung in plattenförmigen Kristallen, die ihre Gestalt rasch wieder ändern.

Die großen Sekretzellen der Drüsenfelder, in denen unser Wachs entsteht, deuten auf reichliche Tätigkeit, trotzdem finden wir auf ihrer Oberfläche relativ nur kleine Mengen der Materie; dieser Umstand, und daß die Wachsschuppen am Ende zerfranzt, wie angenagt und dünn sind, deutet auf ein rasches Lösen derselben in der Afterflüssigkeit hin; diese besteht nach den Untersuchungen Gruners zu 99,48% aus Wasser; da jedoch das gewöhnliche Wasser Wachs nicht löst, ist anzunehmen, daß in den Darmexkreten ein bisher unbekanntes Enzym vorhanden ist, das Wachs zu spalten imstande ist; dieses Enzym ist wohl der Lipase oder Steapsin des Pancreassaftes am nächsten stehend, es unterscheidet sich jedoch von diesem dadurch, daß es festes Wachs spalten kann, wogegen Steapsin nur flüssiges Fett zu zerlegen vermag (Landois-Rosemann). — Die freie Wachssäure gibt dann mit den in der Flüssigkeit vorhandenen Alkalien (sie reagiert alkalisch und es wurden in ihr auch Alkalien, CO_3K_2, durch Fabre und Gruner festgestellt) eine Art Seife, die im Wasser der Afterflüssigkeit gelöst, dieser das Verschaumungsvermögen verleiht.

In dieser Hinsicht wurden auf das supponierte unbekannte wachsspaltende Enzym (Cerotinase?) folgende Versuche gemacht: Ich ging von der Probe auf Lipase, wie sie von Steudel in Hoppe-Seyler-Thierfelder, Handbuch der chemischen Analyse, 1909, angegeben ist aus, wo die durch die Lipase aus dem gespaltenen Fett befreite Fettsäure die zugesetzte Lacmustinktur aus dem Blauen ins Rosa färbt. »(Einfacher ist es,) Milch in einem Reagensglas mit der auf Lipase zu prüfenden Flüssigkeit zu versetzen, etwas Lacmustinktur, Sodalösung bis zur schwachen Blaufärbung und etwas Chloroform hinzuzufügen, die Mischung in zwei Reagensgläser zu verteilen, den einen Teil zum

Kochen zu erhitzen und dann beide mehrere Stunden bei 40° stehen zu lassen. Bei Anwesenheit von Lipase wird infolge der Fettspaltung in dem nicht gekochten Teil Rotfärbung eintreten, während in dem gekochten Teil die blaue Farbe erhalten bleibt.«

Ich sammelte mehrere Larven des III. Stadiums von *Aphrophora salicis*, ließ dieselben über die Nacht hungern und versetzte sie am nächsten Morgen auf eine Weide; sie begannen sogleich zu saugen und nach etwa 1 Stunde konnte ich schon genügende Menge frischer Schaumflüssigkeit[1] sammeln, die sich unter den Schaumklumpen in großen Tropfen sammelte. Die mit Lacmustinktur versetzte Flüssigkeit ist schön blau geblieben, sie war also stark alkalisch, sodaß die Hinzufügung von Sodalösung unnötig war; die ganze Menge wurde nun in zwei Reagensgläser verteilt, dem einen Teil etwas Bienenwachs, fein geschabt, zugesetzt — der zweite blieb ohne Wachszusatz — und beide bei etwa 40° stehen gelassen; schon in 5—10 Minuten wurde der mit Wachs versetzte Teil schön rot, wogegen der wachsfreie Teil unberührt blau geblieben ist; es ist hiermit der Beweis erbracht worden, das durch freigemachte Cerotinsäure Lacmus entfärbt wurde; zur Kontrolle setzte ich destilliertem Wasser Lacmustinktur zu, und mischte es mit feingeschabtem Wachs desselben Stückes — das Wasser blieb auch nach 2 Stunden schön blau. — Ich machte auch die STEUDELsche Probe mit Milch unter Zusatz der Schaumflüssigkeit ganz genau nach der Angabe (vgl. oben), sie ist jedoch negativ ausgefallen, wahrscheinlich aus dem Grunde, daß das Enzym der Larven nicht imstande ist, das flüssige Fett zu spalten, wie auch im Gegenteil Steapsin nur flüssiges Fett zerlegt[2].

Wir finden in der Natur bisher nur zwei Fälle, wo Wachs vom Tiere durch Fermente gespalten wird, den einen bei *Galleria melonella* L., hier dient er als Nahrung, den zweiten bei Schaumcicadenlarven, wo die freie Wachssäure des gespaltenen Wachses zur Herstellung einer Art Seife verwendet wird.

VII. Histologische Bemerkungen zu den Wachsdrüsen.

Die Histologie der Drüsenfelder ist von BATELLI, PORTA, BERLESE, GRUNER und GUILBEAU genügend behandelt worden: es wurde festgestellt, daß die Drüsenzellen eine einschichtige Lage vorstellen, daß

[1] Ältere Schaumflüssigkeit ist sehr durch Bakterien, Amöben, Algen und viele tote, ertrunkene kleine Insekten verunreinigt.

[2] Stearin (Schmelzpunkt 61°) wird daher auch, wenn es in Form einer Emulsion in den Darm gebracht wird, nicht resorbiert, weil es nicht gespalten werden kann (LANDOIS-ROSEMANN).

sie länglich kubisch sind und einen großen Kern haben; die Chitinschicht über denselben ist fein perforiert, an der Basis hat GRUNER eine strukturlose membrana basilaris gefunden. — Aus meinen Befunden kann ich beifügen, daß das Aussehen der Drüsenzellen sich je nach dem physiologischen Secretionszustande bedeutend ändert. Auf einer Larve, die vor der Häutung vom II. in das III. Stadium stand, waren die Zellen länglich kubisch, dicht aneinanderliegend, nur hier und da mit intercellulären Spalten, die auf das Zusammenziehen durch Konservation zurückzuführen sind (Fig. 21); das Cytoplasma war an der Basis schütternetzartig, in den oberen zwei Dritteln dicht, fast filzförmig, der Kern war groß, am häufigsten länglich elliptisch oder kugelig, mit dichtem Chromatingerüste, in der unteren Hälfte der Zellen gelegen, über dem oberen Pole des Kernes in seiner nächsten Nähe im Zellplasma fand ich konstant an den mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten sehr schöne deutliche Microcentren und zwar eine oder zwei bis drei bis vier Centriolen, die in der Mehrheit untereinander durch Centrodesmosen verbunden waren, ringsum ist dann ein kleiner klarer Hof, aus hellerem Plasma bestehend — Centrosphäre — vorhanden, der öfter auf drei, vier Stellen strahlenförmig ausgezogen ist.



Fig. 21.

Philaenus lineatus L. Zweite Larve horizontaler Schnitt durch das linke Wachsdrüsenfeld des achten Abdominalsegmentes; die Larve stand vor der Häutung. — *VIII*, das achte Abdominal-segment; *E*, Chitinschicht über den Wachsdrüsenzellen; *K*, Kern der Wachsdrüsenzellen; *Mc*, Microcentrum mit Centriolen, Centrodesmosen und Centrosphäre; *Mb*, Membrana basilaris; *m*, Muskel.

Es handelt sich hier wohl um den ersten Fund der Centren in den somatischen Elementen der Insekten, wenn wir an HEIDENHAIN (Plasma und Zelle, S. 295) anknüpfen, der dortselbst schreibt: »Auffallend ist die geringe Zahl der Untersuchungen, welche die Gewebe der Wirbellosen betreffen, abgesehen von dem Vorkommen in männlichen Geschlechtszellen; es liegen hier nur die Untersuchungen von BALLOWITZ (Epithelien der Salpen) und WALLENGREN (Flimmerepithelien), sowie einige Arbeiten über Nervenzellen der Wirbellosen vor (MAC CLURE, Mollusken)«.

Die Zellen waren oben gerade abgestutzt, unten war eine strukturlose membrana basilaris; die chitinöse Cuticula war so dünn, daß keine feinere Stuktur festzustellen war.

Bei den jungen Larven des V. Stadiums habe ich Zellen gefunden (Fig. 22), die fast homogenes mit vielen Vacuolen durchsetztes Plasma hatten; die Vacuolen waren gegen die Basis, namentlich aber gegen das obere Ende am häufigsten; oben und unten endigten die Zellen in viele gegen das Ende schmäler werdende Plasmafäden, die unten an der recht deutlich hervortretenden membrana basilaris, oben an der Chitincuticula befestigt waren; mit den zwischen den Fäden sich bildenden Nischen kommunizierten viele der größeren Vacuolen, indem sie sich in dieselben entleerten; die Chitinschicht über den Zellen war mit zahlreichen feinen, gerade zur Oberfläche führenden, capillaren Kanälchen durchsetzt; mit dieser Struktur steht offenbar die Fadenförmigkeit des Wachssekretes im causalen Zusammenhange; die plasmatischen Fäden sind zwischen den Poren befestigt und gehen nicht in dieselben hinein. — Es ist noch zu bemerken, daß die Sekretionszellen in der Mitte des Feldes durch starke, zu ihrer Epidermis zielende Muskelbündel durchsetzt sind, welche die Förderung des zähen Sekretes durch starke vor der Schaumblasenbildung zu beobachtende Abdomenkontraktionen unterstützen (vgl. S. 180). Nachdem dieses eben beschriebene Präparat mit Alaunkarmin gefärbt wurde, kann ich über Microcentren nicht berichten, da sich dieselben nicht färbten.

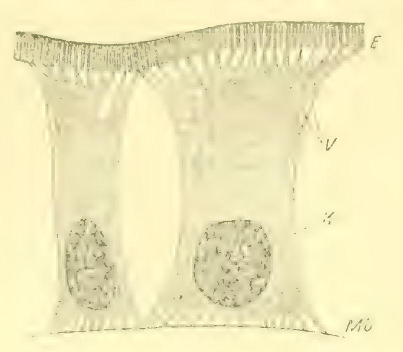


Fig. 22.

Philaenus lineatus L. Fünfte Larve. — Zwei Zellen des Wachsdrüsenfeldes des achten Abdominalsegmentes. *E*, fein kanalisierte Epidermis; *K*, Kern; *Mb*, Membrana basilaris; *V*, Secretionsvacuolen.

VIII. Phylogenetisches.

Die Erscheinung einer künstlichen Schaumbildung in Verbindung mit dem Atmen »unter dem Wasser« finden wir unter den Hemipteren nur bei Cercopiden-Larven und zwar bei den einheimischen und nearktischen etwa in der Art, wie wir es für *Philaenus* geschildert haben, bei australischen dagegen kommt noch eine Gehäusebildung hinzu; da die Homopteren keine Spinndrüsen und irgendwelche zur mechanischen Bearbeitung einer Materie fähigen Mundwerkzeuge besitzen, werden wohl hier bisher unbekannte Hautdrüsen vorhanden

sein. »Es handelt sich um *Ptyelus*-Arten, die auf Eucalypten leben. Sie besitzen Gehäuse, die teils konisch, teils geradezu schneckenartig gewunden sind; sie bestehen zu 75% aus $CaCo_3$, einem Bestandteil des Saftes der Eucalypten, zu 25% aus einer Substanz von »Chitinous matter«. Die konischen Schalen sind an die Zweige oberhalb der Insertion eines Blattes eines *Eucalyptus* angeheftet. Die Öffnung der Gehäuse befindet sich ebenso wie das Abdominalende oben, während der Kopf (wie bei den einheimischen Schaumcicaden) nach unten gewendet ist. Für den Saugstachel ist im Gehäuse ein besonderer Spalt vorhanden. In den gewundenen Schalen nehmen die Larven allerdings eine horizontale Lage ein« (Gruner, nach Ratte).

Es sind leider die anatomischen und histologischen Verhältnisse bei diesen Australiern unbekannt, so daß wir nicht wissen, ob sie niedriger oder höher, als unsre einheimischen Schaumcicadenlarven organisiert sind und in welchem phylogenetischen Verhältnis sie zu ihnen stehen.

Es bleiben uns zum Vergleich nur die andern Cicaden übrig und es sind da bei den Flatiden-Larven wirklich, nach den Funden Bugnions und Popovs zu schließen, Einrichtungen, die nach Organisation mit unsern Schaumcicaden sich ganz gut vergleichen lassen und als recht primitiv angesehen werden können; wir finden hier nach unten umgeklappte Tergitwülste, die zwar keinen echten Luftkanal bilden, aber doch die Stigmen der zugehörigen Seite fast kontinuierlich zudecken; weiter finden sich auf dem VII. und VIII. Tergite, also gerade so wie bei unseren einheimischen Schaumcicadenlarven, große Wachsdrüsenfelder, die lange und umfangreiche Wachssekretionen in der Form kleiner, gekrümmter Bindfäden sezernieren, welche das Abdominalende vollständig umhüllen und weit nach hinten und oben hinausragen; in diesen wachsfädigen »Federbusch« gelangen die Exkremente, er stellt also eine Reinlichkeitsvorrichtung gegen das Besudeln mit denselben vor. Man braucht nicht viel Phantasie zu haben, um sich vorstellen zu können, daß durch die Einwirkung der in den Darmexkrementen vorhandenen Enzyme das Wachs der Fäden gelöst wurde, und die Flüssigkeit unter dem Bauch herabfloß; die Stigmen waren durch die schon vorhandenen Tergitwülste bedeckt (wahrscheinlich eine recht alte Vorrichtung, eventuell früher bei den Vorfahren zum Decken der Kiemen verwendet und mit den Flügelscheiden homolog), durch die austretende Luft ist es nun zur Schaumbildung gekommen; das Schließen und die Ausbildung des Luftkanals sind nun Einrichtungen gewesen, die nur der weiteren Vervollkommnung bedurften.

Michalkowitz b. Mährisch Ostrau, den 18. V. 1911.

Literaturverzeichnis.

E. Ballowitz, Über Sichtbarkeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. Bd. XIV. 1900.

— Über Sichelkerne und Riesensphären in ruhenden Epithelien. Anat. Anz. Bd. XIII.

A. Battelli, Di una particolarità nell' integumento dell' Aphrophora spumaria. Monitore Zoologico Italiano II. Firenze 1891.

A. Berlese, Gli Insetti. Milano 1909.

E. Bugnion et N. Popov, Glandes cirirèes de Flata (Phromia) marginella. Fulgorelle-porte-laine des Indes et de Ceylon. 1907. Bull. d. l. Société Vaudoise des Sciences naturelles. Vol. LXIII.

H. Guilbeau Braxton, The origin and formation of the froth in spittle-insects. American Naturalist. Vol. XLII. Nr. 504. Dezember 1908.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. XXXII. Rhynchota. Berlin 1834/35.

MacClure, On the presence of centrosomes and attraction sphere in the ganglion cells of Helix pomalia etc. Princeton College Bull. Vol. 5. 1896.

Comstock-Needham, The wings of Insects, American Naturalist 1897—99.

Degeer, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten, deutsche Übersetzung von Goeze. Nürnberg, III. Teil, 1780.

Fabre, Souvenirs entomologiques de France. VII. sér. Paris 1900.

J. Frisch, Beschreibung von allerley Insekten in Teutschland. Berlin 1720.

G. G. Gadd, Strojenije kišječnago kanala ličinkov Aphrophora spumaria L., Trudy Imp. Spb. Obšč. Jestjestvoisp., St. Petersburg 1902.

Max Gruner, Beiträge zur Frage des Aftersekretes der Schaumcikaden. Zool. Anzeiger 1900.

— Biologische Untersuchungen an Schaumcikaden. Dissertationen der Berliner Universität. 1901.

Anton Handlirsch, Wie viel Stigmen haben die Rhynchoten? Ein morphologischer Beitrag. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. 1900.

— Die fossilen Insekten. Leipzig 1908.

Heidenhain, M., Plasma und Zelle. Jena 1907.

R. Heymons, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta. Acad. Leop. Carol. d. Naturf. Bd. LXXIV. Nr. 3. Leipzig 1899.

Isidorus Hisp., Originum libri viginti et Martiani Capellae de nept. Ptilol. et Merc. Uterquo VVLL et Scholis illustratum. Bon. Vulcanium Basil. Henr. Petr. j. a. fol. cad. 1577.

Landois-Rosemann, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 12. Aufl. Berlin und Wien 1909.

C. Liebermann, Über das Wachs und die Fette der Cochenille. Ber. d. Chem. Ges. Berlin. Jahrg. 18. 1885.

L. Melichar, Die Cicadinen von Mitteleuropa. Berlin 1896.

B. Ošanin, Verzeichnis der pal. Hemipteren mit besonderer Berücksichtigung ihrer Verteilung im Russischen Reiche. Priložjenije k Ježjegodniku Zoologičjeskago Musjeja Impjeratorskoj Akadjemii Nauk, St. Petersburg 1906.

E. M. Patch, Homologies of the wings veins of the Aphidae, Psyllidae, Alleurodidae and Coccidae. Annals of the Entom. Soc. of America. Columbus, Ohio, 1909.

A. Porta, Ricerche sull' Aphrophora spumaria L. Milano, Rend. Ist. lomb. 2 Ser. Vol. XXXIII. p. 920—928. 1900.

— La secrezione della spuma nella Aphrophora. Mon. zool. italiano, Firenze. Vol. XII. p. 57—60. 1901.

M. Poupart, Des écumes printanières. Histoire de l'Académie royal des Sciences 1705.

F. Ratte, On the Larvae and Larva Cases of some Australian Aphrophoridae. Proc. Linn. Soc. N.S. Wales. Vol. 9. 1884.

John Ray, Catalogus plantarum circa Cantabrigiam nascentium. Cantabrigiae 1660.

M. O. Reuter, Charakteristik und Entwicklungsgeschichte der Hemipteren-Fauna der pal. Coniferen. Acta soc. scient. fennicae. Helsingfors 1908.

Roesel von Rosenhof, Insektenbelustigungen. 2. Teil. Nürnberg, J. J. Fleischmann.

E. Schäff, Cicadenlarven an Erdbeerpflanzen. Zeitschr. Pflanzenkrankh. XL., 1891. S. 336. Gartenflora XL. Hft. 18.

F. Schumacher, Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der einheimischen Poeciloscytus-Arten (Fam. Capsidae). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. Berlin 1909.

K. Šulc, »Pseudovitellus« und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Königl. böhm. Ges. d. Wissenschaft in Prag. 1910.

H. Thierfelder, Felix Hoppe-Seylers Handbuch der physiologisch und pathologisch-chemischen Analyse für Ärzte und Studierende. VIII. Aufl. Berlin 1909.

C. Verhöff, Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hem. Het. und Hom., Verh. Nat. Ver. d. preuß. Rheinl., Westfalen, Reg.-Bez. Osnabrück. Jahrg. 50. Bonn 1893.

H. Wallengren, Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. V. 1905.

Über frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch.

Ein experimenteller Beitrag zur Entwicklungsphysiologie und Morphologie der Wirbeltiere unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems.

Von

Bernhard Dürken

Göttingen.

Mit 18 Figuren im Text und Tafel X—XVI.

I. Zur Einleitung.

Wir sind gewohnt, das Centralnervensystem der Wirbeltiere in eine bestimmte Anzahl hintereinander liegender Abschnitte einzuteilen, die sich sowohl auf vergleichend-anatomischem Wege als auch embryonalgeschichtlich als stets wiederkehrende Grundlage der Gliederung ergeben. Diese Abschnitte, die als sekundäres Vorder- oder Großhirn, Zwischen-, Mittel- und Hinterhirn und als Nachhirn oder verlängertes Mark bezeichnet zu werden pflegen, werden bei den verschiedenen Gruppen der Wirbeltiere einander homolog gesetzt und dadurch scheint die Morphologie des Wirbeltiergehirns auf eine einfache Formel gebracht zu sein, indem sich durch spezielle Ausgestaltungen dieser einzelnen grundlegenden Abschnitte die mannigfache Gestaltung des Centralnervensystems in den verschiedenen Formenkreisen erklärt. Aber so einfach liegen die Verhältnisse bei näherem Zusehen doch nicht.

Wenn wir nämlich bei Vergleichung der genannten Hirnteile die ihnen bei ungleichen Gruppen zukommende Funktion berücksichtigen, ergeben sich für die Beurteilung der Gleichwertigkeit Schwierigkeiten. Es soll hier zunächst nicht erörtert werden, inwieweit überhaupt die Funktion bei der Homologisierung von Hirnteilen herangezogen zu werden pflegt und inwieweit wir sie heranziehen müssen. Nur einen kurzen Blick auf die bezüglich des Kleinhirns sich ergebenden Verhältnisse wollen wir vorerst werfen.

Nach den Untersuchungen von Hermann Munk (1906) wissen wir, daß dem Cerebellum der höheren Säuger (Hund, Affe) vornehmlich die Aufgabe zukommt, die Bewegungen der Extremitäten und der Wirbelsäule derartig zu koordinieren, daß eine sichere Bewegung der Extremitäten und des Rumpfes erzielt wird, so daß dadurch das Kleinhirn als Organ der feineren Gleichgewichtserhaltung in Tätigkeit tritt. Da diese harmonische Koordination der Bewegungen eine für das ganze Leben des Tieres wichtige Funktion darstellt, so ist bei den Säugern das Cerebellum bedeutend entwickelt. Es ist neben dem Großhirn der auffallendste Teil des Centralnervensystems.

Nun ist es eine Tatsache, daß diejenigen Teile des Centralnervensystems, die besonders stark in Anspruch genommen werden, auch in ihren Größenverhältnissen, eben entsprechend ihren zahlreicheren Ganglienzellen und Nervenfasern, hervorragen vor den übrigen oder vor den gleichen bei andern Formen, wo ihre Funktion nicht eine so lebhafte ist. Das gilt nicht nur für die Centren erster Ordnung, wie wir sie bezüglich der Extremitäten in den motorischen Kernen des Hals- und Lendenmarks vor uns haben. Entsprechend der reichlichen Muskulatur der Gliedmaßen sind zahlreiche periphere Nervenfasern notwendig und die Anhäufung der zugehörigen Ganglienzellen erster Ordnung geben der Hals- und Lendenanschwellung des Rückenmarks die Grundlage (vgl. Schmidt 1907). Aber auch für die Centren zweiter und höherer Ordnung, welche denen der ersten Ordnung übergeschaltet sind, gilt die Erscheinung, daß sie entsprechend der Lebhaftigkeit ihrer Funktion eine mehr oder minder weitgehende Größenausbildung zeigen und mit diesen äußeren Massenverhältnissen geht die histologisch-anatomische Beschaffenheit Hand in Hand. Man erinnere sich nur an die Ausgestaltung der Großhirnhemisphären in der aufsteigenden Reihe der Wirbeltiere, in der das Großhirn immer mehr an Bedeutung und an Umfang gewinnt.

Entsprechend der hier angedeuteten Tatsache sollte man nun annehmen, daß das Cerebellum — gleiche Funktion dieses Hirnteils bei allen Wirbeltieren zunächst vorausgesetzt — überall dort eine bedeutende oder doch gute Ausbildung zeigen würde, wo eine lebhafte Locomotion ein harmonisch koordiniertes Zusammenarbeiten der Rumpf- bzw. der Gliedmaßenmuskeln erfordert. Das ist nun aber keineswegs der Fall.

Ebenso wie bei den Säugern weist das Kleinhirn bei den Selachiern eine bedeutende Größe auf; verhältnismäßig tritt es bei den Haien noch mehr in den Vordergrund. Und doch spielen für die Loco-

motion die paarigen Gliedmaßen (Flossen) keine nennenswerte Rolle. Man könnte nun einwenden, daß das Cerebellum hier wegen der massigen locomotorischen Wirbelsäule-Muskulatur so mächtig entwickelt sei, doch das bringt uns nicht weiter. Denn bei den Cyclostomen, bei denen die Ortsbewegung in ähnlicher Weise bewerkstelligt wird wie bei den Selachiern, ist das Kleinhirn ein nur unansehnliches Gebilde.

Auch wo paarige Extremitäten in den Dienst der Locomotion gestellt werden, braucht deshalb doch nicht das Hinterhirn (Cerebellum) eine bedeutende oder auch nur eine seinem Umfange bei den Säugern entsprechende Größe zu zeigen.

Bei den urodelen Amphibien, die neben den paarigen Gliedmaßen in bedeutendem Grade noch die Wirbelsäule zur Locomotion benutzen, ist das Cerebellum ein ganz kleiner Hirnteil. Nicht anders verhält es sich bei den Anuren, die doch, besonders die Frösche, ihre mächtig entwickelten Extremitäten lebhaft und sicher gebrauchen, was namentlich beim Schwimmen und Springen nach der Nahrung in die Erscheinung tritt.

Es drängt sich also hier unwillkürlich die Frage auf: Ist das Cerebellum bei allen Formen wirklich gleichwertig, wie die Morphologie anzunehmen pflegt? Oder ist seine bei den Säugern als die wichtigste Aufgabe erscheinende Tätigkeit der koordinatorischen Regelung der locomotorischen Bewegungen (locomotorisch im weitesten Sinne des Wortes zu verstehen) bei den andern Vertebraten an einen andern Hirnteil geknüpft? Denn man kann doch nicht annehmen, bei der Sicherheit und Geschicklichkeit der Bewegungen etwa des Frosches, daß diesem ein Organ zur harmonischen Zusammenordnung der Beinbewegungen fehle. Und welches ist dann dieser Hirnteil?

Diese Fragen, die die Grundlage der vergleichenden Morphologie des Wirbeltiergehirns berühren, waren die Veranlassung für vorliegende Untersuchung, welche sich zunächst mit dem Nervensystem des Frosches beschäftigt. Sie sind nicht die alleinigen Ziele der Untersuchung geblieben, sondern neue wichtige Probleme sind im Laufe der Versuche hinzugetreten, so daß jene Fragen etwas in den Hintergrund gedrängt sind und nur einen kleinen Teil dieser Abhandlung ausmachen. Eine kurze vorläufige Mitteilung über einige Ergebnisse ist von mir bereits 1910 veröffentlicht worden.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Geheimrat EHLERS, machte mich auf die große Bedeutung obiger morphologischer Fragen aufmerksam.

Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle ihm meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für die Förderung, welche er namentlich auch durch Beschaffung geeigneter Hilfsmittel meiner Untersuchung hat angedeihen lassen.

Um der Lösung der Fragen, von denen meine Untersuchung veranlaßt ist, näher zu kommen, gilt es, die Beziehungen der Extremitäten zur Ausgestaltung des Centralnervensytems, insbesondere des Gehirns, ins Auge zu fassen. Diese Aufgabe enthält ein Doppeltes: einmal einen morphologischen, dann einen physiologischen Teil. Jener muß zunächst vergleichend-anatomisch zugänglich sein. Seine Fragestellung lautet: Wie verhält sich der Bau der Gehirne (ihre Leitungsbahnen, die Bewegungscentren und ihre Verknüpfung usw.) in den verschiedenen Gruppen der Wirbeltiere, wenn paarige Extremitäten vorhanden sind, bzw. wenn die Wirbelsäule locomotorische Aufgaben zu erfüllen hat? Durch eingehenden Vergleich des feineren Baues der Hirne von Selachiern, Amphibien, Sauropsiden und Säugern ist vielleicht in dieser Richtung etwas zu erreichen; jedenfalls ist der Weg aber außerordentlich schwierig und vielleicht zurzeit noch garnicht gangbar. Die Untersuchung hätte zu zeigen, wie der Bau des Centralnervensystems sich ändert, wenn Extremitäten vorhanden sind oder nicht.

Dieses morphologische Problem läßt sich aber auch auf physiologischem Wege fördern. Nur hat man dann zunächst die Frage nach allen in Beziehung zur Extremitätenbewegung stehenden Centren und ihrer Lage im Centralnervensystem in den Vordergrund zu stellen; womöglich das natürlich bei ungleichen Formen; es ist also mit andern Worten die Gesamtlokalisation der Extremitäten festzustellen.

Greift man auf die oben besprochene Tatsache zurück, daß die zu besonders lebhaft tätigen peripheren Organen gehörigen Nervencentren eine mächtigere Entwicklung (der Größe nach) zeigen als minder in Anspruch genommene und darum weniger wichtige, so bietet sich ein Ausblick auf die Methode, welche im Folgenden befolgt worden ist. Jene Größenverhältnisse sind nichts andres als der morphologische Ausdruck lebhafter physiologischer Beziehungen. Die zu den Extremitäten gehörenden Centren können ihre besondere anatomisch-histologische Ausbildung erst erfahren haben, als die locomotorische Wirbelsäule zugunsten der Gliedmaßen in den Hintergrund trat. Die hervorragende Ausbildung einzelner Centren für die Bewegung der Gliedmaßen ist also eine Anpassung des Centralnervensystems an neue funktionelle Aufgaben. Es liegt nun von vornherein der Gedanke nahe, durch Beseitigung dieser funktionellen Aufgaben die entsprechende

Sonderbildung im Centralnervensystem zu beseitigen und durch diesen Ausfall den Ort der Bildung zu kennzeichnen.

In der Tat haben das ja bereits viele Autoren ausgeführt, indem sie die Ergebnisse bei Amputationen peripherer Organe und bei Durchtrennung peripherer Nerven ihren Untersuchungen zugrunde legten. Die bei den angedeuteten Methoden erzielten sekundären Degenerationen oder, wie bei Nervendurchschneidung an ganz jungen neugeborenen Tieren, die so erreichten Wachstumsminderungen im Nervensystem betreffen stets nur die Centren erster Ordnung. Bei Amputation der Extremitäten oder bei Durchschneidung ihrer Nerven treten Veränderungen gegenüber dem normalen Zustande nur im Rückenmarke, nicht aber im Gehirn ein.

Wenn man nun aber bedenkt, daß die Nervencentren der Gliedmaßen ihre Ausbildung jedenfalls entsprechend der mehr und mehr in den Vordergrund tretenden Extremitätenentwicklung erfuhren und daß sie ja tatsächlich je nach der Inanspruchnahme und nach der morphologischen Entwicklung der Gliedmaßen ein ungleiches Verhalten zeigen — ich erinnere nur an das oben Gesagte —, so bietet sich der Vermutung eine neue Möglichkeit des Experiments: Es drängt sich der Gedanke auf, ob nicht durch Verhinderung der Entwicklung von Gliedmaßen die Bildung der zugehörigen Nervencentren (erster und höherer Ordnung) verhindert oder doch wenigstens im Sinne einer Minderung beeinflußt werden könnte. Denn dabei würde nicht nur die Funktion der Gliedmaßen ausgeschaltet werden, sondern auch der Parallelismus der peripheren (Extremität) und centralen (Hirn) Entwicklung, den wir, uns auf den Boden der Deszendenztheorie stellend, für die Stammesgeschichte sicherlich annehmen müssen und darum auch für die Individualentwicklung voraussetzen dürfen.

Die Möglichkeit, die Entwicklung der Extremitäten zu verhindern, bietet sich in der Exstirpation der embryonalen Anlagen der Gliedmaßen.

Diese Methode der embryonalen Amputation hat nun tatsächlich Erfolg gehabt.

Die Annahme, daß infolge der Exstirpation der Gliedmaßenanlagen irgendwelche Folgeerscheinungen im Centralnervensystem eintreten würden, welche es ermöglichen, die zu den Extremitäten in unmittelbarer oder auch mittelbarer Beziehung stehenden Teile des Centralnervensystems festzustellen und dadurch eine Grundlage auch für die morphologische Betrachtung des Wirbeltiergehirns zu gewinnen, hat sich bestätigt. Weiter unten wird die Art dieser Einwirkungen aus-

führlich zur Sprache kommen. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß die Methode der embryonalen Amputation nicht nur zeigt, wie der Bau des Nervensystems sich in morphologischer Hinsicht gestaltet, wenn Extremitäten entwickelt werden oder nicht, sondern auch, in welchem Verhältnis Hirn und Extremität in der Embryonalentwicklung zueinander stehen, wie ihre Wechselwirkung für ihre Formbildung sich gestaltet. Damit ist zugleich der zweite Teil der in dieser Untersuchung zu lösenden Aufgabe, der physiologische Teil, gegeben; er stellt sich dar als eine entwicklungsphysiologische Frage nach den Entwicklungskorrelationen zwischen Peripherie und nervösem Centrum, die einmal zunächst aus den oben kurz erörterten Gründen theoretischer Natur die Voraussetzung bildeten für den Beginn dieser experimentellen Arbeit und dann durch ihr tatsächliches Vorhandensein die theoretisch abgeleitete Methode verwirklichten.

Neben diesen Korrelationen ergaben sich auch sonst noch Einzelheiten im Verhalten des Nervensystems und überhaupt in der weiteren Ausbildung der operierten Tiere, die im folgenden Beachtung finden werden.

II. Das Material.

Als Material diente mir der Grasfrosch, *Rana fusca* Rösel, nachdem mit Larven von *Bufo vulgaris* im Sommer 1908 Vorversuche angestellt waren, die aber von keinem sonderlichen Erfolge gekrönt wurden, da sie vorzeitig abgebrochen werden mußten. Im Frühjahr 1909 und 1910 wurden die Versuche am Grasfrosch wiederholt; außerdem auch den Wasserfrosch, *R. esculenta*, heranzuziehen, wollte nicht gelingen, da aus unaufgeklärten Ursachen nur ein geringer Teil des in größeren Mengen in die Aquarien eingesetzten Laichs zur Entwicklung kam, während vorher in denselben Becken die Larven von *R. fusca* eine durchaus normale Entwicklung ohne besondere Sterblichkeit durchgemacht hatten. Der Versuch, eine größere Anzahl Wasserfrösche im Aquarium zum Laichen zu bringen, mißlang. Auch unter diesen erwachsenen Tieren trat eine auffallende Sterblichkeit ein; zu einer Ablage von Laich ist es überhaupt nicht gekommen, während sonst ja Frösche in der Gefangenschaft durchaus normal laichen.

Das Gelingen der Versuche, also das Eintreten, sagen wir zunächst einmal von anormalen Formbildungen des Nervensystems, insbesondere des Gehirns, ist wesentlich abhängig von der Zeit, in welcher die Exstirpation der Extremitätenanlagen erfolgt. Von vornherein kann man ja sagen, je früher die Beinanlagen entfernt werden, um so besser

und weitgehender wird das Nervensystem auf diesen operativen Eingriff in die Peripherie reagieren. Am erfolgreichsten würden die Versuche sein, wenn man jede Bildung einer Beinanlage überhaupt verhindern könnte; das geht nun allerdings nicht, und man muß sich mit möglichst frühzeitiger Exstirpation begnügen. Dabei ergeben sich nun mehrere Schwierigkeiten. Einmal ist eine eng und bestimmt umschriebene Exstirpation der Beinanlagen mit einiger Sicherheit erst dann möglich, wenn sie sich äußerlich am Körper als solche erkennen lassen, also immerhin erst auf einem verhältnismäßig schon weit vorgeschrittenen Stadium der Ausbildung. Dann zeigen die Tiere, je jünger sie sind, ein um so größeres Regenerationsvermögen, und wie wir unten noch besprechen werden, wird durch Eintreten einer Regeneration der exstirpierten Anlage der Erfolg des Versuches verhindert. Und endlich vertragen die sehr jungen Larven operative Eingriffe nicht besonders gut; jedenfalls schlechter als etwas ältere. Es gehen darum ziemlich viele ein. Das fällt deshalb besonders ins Gewicht, weil man zur Untersuchung zahlreichen Materials bedarf.

Die Operation kann erst vorgenommen werden, wenn die Tiere die Gallerthüllen des Eies verlassen haben. Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen ist von Extremitätenanlagen noch nichts vorhanden, wenigstens sind solche weder äußerlich noch auf Schnitten irgendwie erkennbar.

Bevor die Extremitätenanlagen als Beinknospen, wie man sie zu nennen pflegt, in der Form kleiner runder Hervorwölbungen nach außen sichtbar hervortreten, ist schon eine weitgehende Verdichtung des Mesenchymgewebes an den betreffenden Stellen erfolgt, womit die erste nachweisbare Anlage der Extremitäten gegeben ist.

Während im allgemeinen bekanntlich die Vorderextremität bei den Wirbeltieren der Hinterextremität in der Entwicklung voraus ist, wie es auch für den Laubfrosch (*Hyla*) angegeben wird (Tschernoff 1907, S. 595), ist das bei *Rana* nicht der Fall. Aber es ist auch nicht zutreffend, daß die beiden Extremitätenpaare sich gleichzeitig entwickeln, wie bisher in der Literatur allgemein angegeben wird; so z. B. von Jordan (1888); Braus (1906); Tschernoff (1907); sondern, wie schon Wiedersheim (1892) ohne nähere Angaben bemerkt, geht die Entwicklung der hinteren Gliedmaßen derjenigen der vorderen voraus. Allerdings werden die Beinanlagen, die vorderen wie die hinteren, äußerlich etwa gleichzeitig erkennbar, aber die Hinterextremität wird früher angelegt als das Vorderbein, und zwar beträgt die Differenz etwa 2 bis 3 Tage. Doch ist dieser Zeitunterschied kein absolut feststehender,

wie denn überhaupt Schwankungen in der Entwicklungsstufe bei gleich alten und gleich großen Tieren vorkommen.

Beim ersten Auftreten der Anlage des Hinterbeines haben die Larven von *R. fusca* im allgemeinen eine ganze Länge von 11 mm; die Länge vom Vorderende bis zum After beträgt 4,5 mm. Ich halte es für zweckmäßig, diese beiden Maße zur Größenbestimmung anzugeben, da nach meinen Erfahrungen gerade die Länge des Schwanzes größeren Variationen unterworfen ist als die mit dem zweiten Maße angegebene eigentliche Körperlänge und bei älteren Tieren mit der beginnenden Reduktion des Schwanzes die Gesamtlänge ja wieder abnimmt.

Äußerlich ist, wie schon betont, zunächst von der Hinterbeinanlage nichts zu sehen; sie tritt erst nach etwa 2—3 Tagen nach außen hervor, doch ist sie dann auch nur mit einer starken Lupe sicher zu erkennen. Eine verhältnismäßig gute Zeitbestimmung für die erste Anlage des Hinterbeins gibt der Ausbildungsgrad des Operculums. Die Verdichtung des Mesenchyms zur Anlage des Hinterbeins ist auf Schnitten schon vollkommen sicher zu sehen, wenn das Operculum vorzuwachsen beginnt. Die Anlage des Vorderbeins ist dabei noch nicht durch dichte Anhäufung der Mesenchymzellen gegeben. Beide Kiemen sind dann noch vollständig frei; auf der Ventralseite der Schlundgegend zeigt sich die entstehende Opercularfalte deutlich in bogenförmiger Gestalt. Die Tiere haben im ganzen schon die charakteristische Gestalt der Kaulquappe, da der Darm schon eine bedeutende Länge besitzt und durch seine Schlingen den Bauch auftreibt.

Zu dieser Zeit ist von dem Vorderbein noch nichts zu sehen. An der Stelle seiner Anlage liegt noch lockeres Gewebe, das sich von dem übrigen Mesenchym noch kaum unterscheidet. In ihm beginnt die Verdichtung zur Beinanlage etwa dann, wenn das Operculum halbwegs über die Kiemen hinübergewachsen ist. Die Anlage des Hinterbeins als eine dichte Zellanhäufung ist dann schon vollendet.

Für die Praxis der Exstirpation ist die zeitlich verschiedene Anlage von Hinter und -Vorderbein insoweit von großer Bedeutung, als man zur Exstirpation der Vorderbeinanlage ein wenig ältere Tiere nehmen kann als zur Exstirpation des Hinterbeins und gleichwohl das Vorderbein auf demselben Entwicklungszustand entfernt wie das Hinterbein. Allerdings ist zu beachten, daß das Nervensystem dann immerhin schon etwas weiter entwickelt ist als bei der Exstirpation des Hinterbeins.

Ob sich später die zeitliche Differenz in der Entwicklung von

Vorder- und Hinterbein wieder ausgleicht, habe ich als gleichgültig für das vorliegende Thema nicht untersucht. Die Angaben der Autoren sowie der Augenschein sprechen dafür. Auch ist der Unterschied ja so gering, daß er auf älteren Entwicklungsstadien nicht mehr auffällt. Daß Vorderbein und Hinterbein gleichzeitig als Vorwölbung sichtbar werden, beruht auf der ungleichen Dicke der Körperwandung an den betreffenden Stellen.

Auf so frühem Entwicklungsstadium wie dem eben besprochenen erschien eine Exstirpation der Beinanlagen ziemlich aussichtslos, da der Ort der Anlagen auf der äußeren Oberfläche des Körpers nicht mit genügender Sicherheit angegeben werden kann. Die Anbringung einer Verwundung aufs Geradewohl kann nur in Ausnahmefällen die gewünschten Resultate zeitigen, zumal sich bei dem sehr geringen Umfange der Beinanlage nur ungenau kontrollieren läßt, welche Teile eigentlich entfernt wurden. Eine vergleichende Untersuchung einiger frisch operierter Tiere würde nicht genügen, weil bei der Ungenauigkeit der Ortsbestimmung und der Winzigkeit der nicht sichtbaren Anlagen das Resultat der Exstirpation zu sehr variieren dürfte. Darum wurden zu den Operationen solche Larven ausgewählt, bei denen die Beinanlagen äußerlich erkennbar sind.

Das Vorderbein wird unmittelbar caudal von den Kiemen in dem Winkel, den Operculum und Bauchwand miteinander bilden, neben dem mittleren Teile des Pronephros, doch mehr auf der Höhe des ventralen Randes desselben als eigentlich daneben, angelegt. Nach innen grenzt die Anlage unmittelbar an die Leibeshöhle. Führt man einen Querschnitt durch das ganze Tier, so daß die Mitte der jungen Beinanlage getroffen wird, so wird eben noch der caudalste Teil des Labyrinths angeschnitten (Textfig. 1).



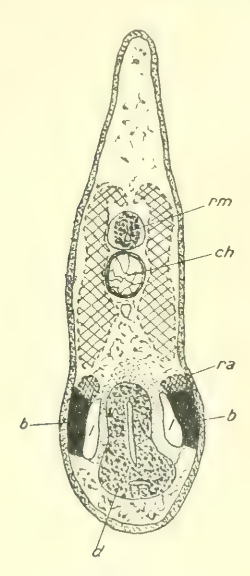
Textfig. 1.

Querschnitt durch die Umgebung der jungen Vorderbeinanlage. Halbschema. Vergr. 40. *bk*, Anlage des Vorderbeins; *k*, Kiemenhöhle; *op*, Operculum; *lw*, Leibeswand; *prn*, Pronephros; *d*, Darm; *l*, Lungen; *ch*, Chorda dorsalis; *mo*, Medulla oblongata.

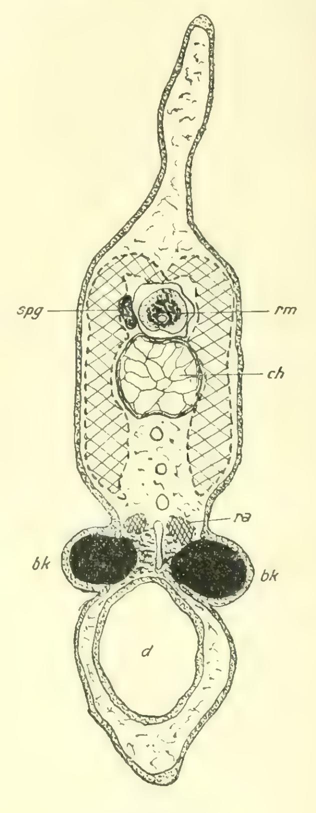
Schon sehr bald tritt das Vorderbein äußerlich als leichte rundliche

Vorwölbung der sonst sehr dünnen Bauchwand hervor; um allerdings die Beinknospe sehen zu können, muß man natürlich einen Schnitt durch das Operculum legen. Die Beinknospe steht dorso-lateral.

Die erste Anlage des Hinterbeins dagegen ist viel weiter ventral gerückt. Sie findet sich neben dem Enddarm, etwas cranialwärts vom After, zunächst garnicht über die äußere Oberfläche hervortretend, da die Ansammlung und Verdichtung der Mesenchymzellen in der hier ziemlich dicken Körperwand anfangs



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Textfig. 2. Querschnitt durch die Gegend der ganz jungen Hinterbeinanlage. Halbschema. Vergr. 40. *b*, Beinanlage; *l*, Leibeshöhle; *d*, Enddarm; *ra*, Musculus rectus abdominis; *ch*, Chorda dorsalis; *rm*, Rückenmark; *spg*, Spinalganglion; *bk*, Beinknospe.

Textfig. 3. Querschnitt durch die Gegend der jungen Beinknospen. Halbschema. Vergr. 40. Bezeichnungen wie in Textfig. 2.

Platz genug finden. Das Vorderbein wird verhältnismäßig früher als Vorwölbung sichtbar, da dort die Bauchwand zu dünn ist, um der Zellanhäufung zu genügen. Zwischen Enddarm und Hinterbeinanlage befindet sich der caudalste Teil der Leibeshöhle, der aber nicht ganz so weit caudalwärts reicht wie die junge in der massenhaften Anhäufung der Mesenchymzellen bestehende Beinanlage (Textfig. 2).

Zwischen den beiden Anlagen liegt anfangs der Enddarm. Später

ändert sich dies Lageverhältnis insofern, als der Enddarm weiter nach unten rückt und dadurch ventral von den Beinknospen zu liegen kommt (Textfig. 3).

Ausbildungszustand des Materials von *Rana fusca* bei den Operationen.

Die Exstirpation der Beinanlagen wurde an drei verschiedenen Altersgraden bzw. Ausbildungszuständen vorgenommen. Die so erhaltenen drei Materialserien seien entsprechend der Bezeichnung im Züchtungsprotokoll als Serie 0, I und II unterschieden; Serie 0 ist im Sommer 1909 gezüchtet, die Serien I und II stammen aus dem Sommer 1910. Das Material von 1909 lag meiner vorläufigen Mitteilung (1910) zugrunde. Es sei nun zunächst die Beschreibung des Materials zur Zeit der Operationen gegeben.

Da die Untersuchung zunächst ausging von den Problemen, welche die vergleichende Morphologie des Kleinhirns bietet, das bei den höheren Formen als Koordinationsorgan zu betrachten ist, so wurde bei den Versuchen im Jahre 1909 darnach gestrebt, diese Koordination zu stören; und da diese Zusammenordnung der Bewegungen nicht zum wenigsten das Verhältnis der linken und rechten Körperhälfte betreffen wird, so gingen die Versuche darauf aus, durch einseitige Exstirpation der Extremitätenanlagen das Zustandekommen einer solchen Zusammenordnung unmöglich zu machen und eben dadurch das Koordinationszentrum zu beeinflussen. Ferner wurde wenigstens der Hauptsache nach nur einseitig exstirpiert in der Voraussetzung, daß dadurch eine einseitige Beeinflussung aller zur entfernten Extremität gehörenden Centren erzielt würde, die wegen ihrer Einseitigkeit als Asymmetrien in die Erscheinung treten und dadurch die Untersuchung sehr erleichtern würden. Das gleiche Ziel wurde zu erreichen gesucht durch gekreuzte Amputation. Endlich hoffte ich, durch beiderseitige Amputation eine besonders kräftige Einwirkung zu erzielen. Es wurden daher in folgender Weise Exstirpationen vorgenommen:

1) Das linke Hinterbein allein; Operationsreihe B^0;

2) Die beiden Beine der linken Seite; Operationsreihe C^0;

3) Das linke Vorderbein allein; Operationsreihe D^0;

4) Das rechte Hinterbein und das linke Vorderbein; Operationsreihe E^0;

5) Beide Hinterbeine; Operationsreihe F^0.

Daneben wurde natürlich normales Material gezüchtet (Reihe A^0).

Die Operationen wurden an zahlreichen Exemplaren vorgenommen. Auf ihre Ausführung komme ich unten zurück.

I. Serie 0 (1909) Reihe B⁰.

Von den drei Materialgruppen waren die Tiere dieser im Sommer 1909 gezüchteten Serie bei den Operationen die ältesten. Die beiden andern Serien wurden auf jüngerem Ausbildungszustande operiert, und zwar weist die Serie II das jüngste Ausgangsmaterial auf.

Von den verschiedenen Exstirpationen hat sich die Fortnahme der Anlage eines Hinterbeines als besonders erfolgreich erwiesen. Ich beginne deshalb mit einer Beschreibung des Ausbildungszustandes, wie ihn das Material der Serie 0 bei Ausführung dieser Operation aufwies.

Es sei vorweg bemerkt, daß bei dieser Serie infolge noch mangelnder Übung die Ausführung der genannten Operation sich über die Dauer von 9 Tagen erstreckte, da es eben noch nicht gelingen wollte in einem kürzeren Zeitraum genügend zahlreiche Tiere zu operieren. Die Folge dieser langen Dauer der Operationszeit ist eine gewisse Variationsbreite in dem Entwicklungsgrade des benutzten Materials; doch sind die Unterschiede sehr gering zu nennen, da ich bemüht war, aus den zahlreich vorhandenen Larven stets gleichartig ausgebildete für die Exstirpationen auszuwählen. Immerhin wird auf den erwähnten Umstand bei Beurteilung des Versuchsergebnisses gebührende Rücksicht zu nehmen sein.

Die ganze Länge der operierten Tiere betrug 15—17 mm; vom vorderen Körperende bis zum After maßen sie 5—6 mm. Die Tiere haben bereits seit mehreren Tagen infolge stärkerer Entwicklung des Darmes die charakteristische Form der Kaulquappe. Fünf Tage vor Beginn der Operationen, die in den Tagen vom 11.—19. Mai ausgeführt wurden, waren die Anlagen der Hinterbeine bei stärkerer Vergrößerung äußerlich als winzige flache Knöllchen wahrnehmbar. Bei Beginn der Operationen war das Operculum seit 2 Tagen vollständig ausgebildet; von den äußeren Kiemen ist daher nichts mehr sichtbar.

Die Form der amputierten Extremität ist eine 0,3—0,5 mm lange, im Querschnitt kreisrunde Knospe, die nicht mehr genau die anfängliche Form der flachen Kuppe besitzt, sondern namentlich bei den etwas größeren Tieren schon eine, wenn auch geringe Streckung im Sinne der Längsachse aufweist und desshalb in der Ansicht von der Seitenfläche des Tieres schwach oval erscheint. Wie ein Querschnitt durch die Region der Hinterbeinanlagen zeigt, besitzen diese bereits eine neben dem Ruderschwanz und diesem eng anliegend nach hinten

gerichtete freie Strecke oder Spitze von etwa im allgemeinen 0,1—0,2 mm Länge (Fig. 1). Der Querdurchmesser der Beinknospe beträgt am Beginn der freien Spitze etwa 0,4 mm, doch sind hier natürlich auch gewisse Größenschwankungen zu verzeichnen. Die Maße der Beinknospe sind deshalb von Interesse, weil durch sie eine gewisse Vorstellung von der Ausdehnung der Amputationswunde vermittelt wird.

Weitgehende gewebliche Differenzierungen sind innerhalb der Beinknospe noch nicht vorhanden. Sie besteht aus gleichartigem dichtem Mesenchym mit großen runden oder ovalen Kernen; in den Randpartien liegen die Kerne etwas dichter als im centralen Teile. Die Epidermis der Beinanlage wird durch ein zweischichtiges Epithel dargestellt, dessen untere Schicht aus großen kubischen, dessen obere Schicht aus platteren Zellen gebildet wird, ein Verhalten, das auch die Körperhaut der Umgebung aufweist, nur ist die ectodermale Decke der Beinknospe etwas dicker als diese.

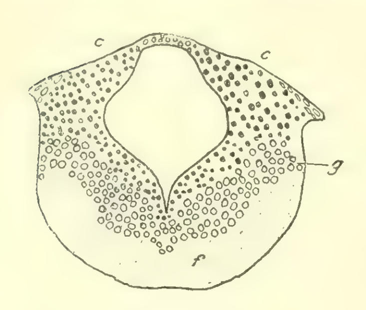
Bemerkenswert ist, daß in der Beinanlage bereits Nervengewebe und Blutgefäße vorhanden sind, allerdings nur im proximalen Teile derselben. Die aus dem Lumbo-Sacralplexus stammenden Nerven (VIII., IX., X. Spinalnerv) lassen sich nur ein kleines Stück in die Knospe hinein verfolgen. Sie heben sich von dem Mesenchymgewebe in der Fig. 1 durch ihre hellere Färbung ab (*n*). Die freie Spitze der Beinanlage ist noch völlig frei von irgendwelchem erkennbaren Nervengewebe. Auch die Blutgefäße sind nur im proximalsten Teile vorhanden und noch wenig weit entwickelt (Fig. 1 *bl*); sie ändern deshalb erst wenig oder garnichts an dem gleichförmigen Bilde des Querschnitts.

Die Differenzierung des Nervensystems ist noch nicht sehr weit fortgeschritten, wenn auch die Bildung der äußeren Form des Gehirns größtenteils beendet ist. Das ganze System ist noch marklos. Im Gehirn und Rückenmark sind bereits Fasermassen gebildet, doch sind specifisch gestaltete Ganglienzellen noch nicht zu erkennen. Die peripheren Nerven erscheinen als blasse Stränge mit spindelförmigen Kernen. Die Spinalganglien sind noch ziemlich von gleicher Größe; das VIII., IX., und X. ragen noch nicht so aus den anderen hervor, wie es später der Fall ist. Eine Anschwellung des Lendenmarks, die durch den Eintritt der starken Beinnerven verursacht wird, ist bei den kleineren Exemplaren noch nicht vorhanden. bei den etwas größeren eben angedeutet. Der Querschnitt des Rückenmarks zeigt rings um den kernhaltigen centralen Teil eine schon beträchtliche periphere Faserschicht (weiße Substanz), die, wie gesagt, noch marklos ist. Die Kerne des centralen Teiles (der grauen Substanz) liegen noch sehr dicht gedrängt;

zwischen ihnen ist von Fasern noch nichts zu sehen, die später durch ihr Auftreten die Zellen der grauen Substanz mehr auseinanderdrängen. Die Zellkerne sind im Vergleich zu später noch relativ groß. Charakteristisch geformte Ganglienzellen, die namentlich in den Extremitätenkernen des älteren Tieres groß und deutlich zu sehen sind, sind noch nicht vorhanden.

Einen dem Ausbildungsgrade des Rückenmarks ganz entsprechenden Zustand weist die *Oblongata* auf, in deren peripherem bzw. ventralem Teil schon bedeutende Fasermassen gebildet sind; die Beschaffenheit der grauen Substanz und die dichtgedrängte gleichmäßige, noch durch keine Faserzüge gegliederte Anordnung ihrer Zellkerne stimmt ganz mit dem Rückenmark überein.

Das Kleinhirn, das sich bekanntlich aus paariger Anlage entwickelt, ist bereits soweit ausgebildet, daß der größere Teil des Hirndaches nicht mehr von der ependymalen Decke, die nur noch in der Mitte vorhanden ist, eingenommen wird, sondern eben von jenen paarigen Bildungen, die wie zwei Wülste von seitlich-unten nach obenmitten vorwachsen (Textfig. 4).



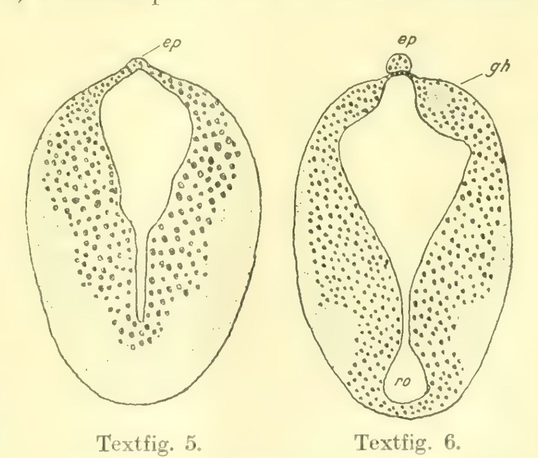
Textfig. 4.

Halbschematischer Querschnitt durch die Kleinhirnanlage. Vergr. 62. *c*, Kleinhirnanlage; *f*, Fasermassen; *g*, Ganglienzellen.

Diese Wülste erscheinen durchaus undifferenziert; sie bestehen aus dichtgedrängten gleichförmigen Zellen mit stark färbbaren Kernen. Von der Schichtung, die im reifen Kleinhirn vorhanden ist, ist noch nichts angedeutet. Der Basalteil des Metencephalon hebt sich deutlich von der Cerebellumanlage ab; er ist in der Differenzierung schon weiter vorgeschritten. Man unterscheidet den ventral gelegenen Faserteil (*f*) und den centraler gelegenen ganglionären Teil (*g*), dessen Kerne größer sind als die der Kleinhirnanlage (*c*) und sich durch ihre hellere Färbung deutlich von diesen abheben. Der Basalteil gleicht vollkommen in seiner Beschaffenheit der der Oblongata und mutatis mutandis der des Rückenmarks. Der ganglionäre Teil besteht ebenso wie in der Oblongata und dem Rückenmark aus dichtgedrängten großkernigen Zellen, die noch nicht durch Fasermassen in einzelne Partien zerteilt sind.

Die erwähnte Dreiteilung des Querschnittbildes können wir auch vornehmen im Mesencephalon (Fig. 2), dessen Dach noch völlig undifferenziert erscheint, während der Basalteil eine deutliche Unter-

scheidung von Fasermasse (peripher *p*) und Zellanhäufung (central *c*) zeigt, welch letztere in ihrem caudal gelegenen Gebiete ganz der entsprechenden Schicht in der Oblongata und der Brückengegend gleicht. Das Dach des Mittelhirns, die Lobi optici (*lo*), gleicht in seiner äußeren Form schon sehr dem fertigen Zustande. Seine Wandung ist aber noch sehr dünn und besteht aus einem ähnlichen Gewebe wie die Kleinhirnanlage: Fasermassen fehlen im hinteren Bezirk des Daches (Lobi optici) gänzlich; die Wandung macht mit ihren dichtgedrängten, stark färbbaren Zellkernen den Eindruck eines ganz undifferenzierten Zustandes. Die Gliederung der Wand in abwechselnde Schichten von Fasern und Zellen fehlt noch vollständig. Weiter nach vorn ändert sich das insofern etwas, als den seitlichen Teilen des Daches bei den größeren Exemplaren bereits eine sehr dünne Faserschicht aufgelagert ist. Auch nimmt die Mächtigkeit der basalen Faserschicht nach vorn allmählich zu, indem sie zugleich den ventralen Teil des Querschnitts verläßt und mehr und mehr seitwärts emporrückt, da am Boden der Infundibulartrichter sich ausstülpt und daher die Fasern zur Seite gedrängt werden. Vom Diencephalon ist das Mittelhirn noch nicht so scharf abgesetzt, namentlich nicht am Dach, wie das später der Fall ist. Die äußere Faserschicht des Zwischenhirns ist schon mächtig entwickelt; im hinteren Abschnitt nur an den Seiten gelegen, nimmt sie kurz hinter dem Opticuseintritt in dicker Lage auch die ventrale Seite ein; vor dem Opticus nehmen die Fasermassen ab und liegen nur noch seitlich unten. Am Dache ist die (normale) Asymmetrie der Habenularganglien schon deutlich ausgeprägt; nicht so sehr durch die ungleiche Größe, als durch ungleiche Entwicklung von Fasermassen. Die Textfig. 5 und 6 geben eine Übersicht über die Verteilung von Faser- und Zellschichten im Diencephalon, und zwar Textfig. 5 an der Stelle des Epiphysenursprungs (*ep*), hinter dem Abgange des Nervus opticus, Textfig. 6 vor dem Opticus, zugleich



Textfig. 5. Textfig. 6.

Schematische Verteilung der Zell- und Fasermassen im Zwischenhirn auf dem Operationsstadium. Vergr. 62. *gh*, Ganglion habenulae; *ep*, Epiphyse; *ro*, Recessus opticus.

die Ungleichheit der Habenularganglien (*gh*) darstellend. Die Hemisphären des Vorderhirns stimmen in ihrer allgemeinen Beschaffenheit mit den übrigen Hirnteilen überein; also um die Ventrikel dichtgedrängte Anhäufungen von Zellkernen, peripher eine schon ziemlich mächtige Faserschicht. Besser als eine lange Beschreibung wird die Tafelfig. 3 den Zustand der Hemisphären zur Anschauung bringen.

Außer der Ausbildung des Nervensystems ist der Zustand der Muskulatur von Interesse. Die Rumpfmuskulatur ist schon weitgehend differenziert (vgl. Tafelfig. 1 *m*), in den Beinanlagen ist von einem muskulösen Gewebe nichts bemerkbar. Unmittelbar an ihnen vorbei zieht der sehr früh angelegte Musculus rectus abdominis (vgl. Tafelfig. 1 *ra* und Textfig. 2 u. 3 *ra*). Sonst ist in der Hinterbeinregion von Muskeln noch nichts vorhanden.

Auch das Skelet ist in seiner Ausbildung noch nicht weit vorgeschritten; in den Beinknospen selbst fehlt jegliche Andeutung eines solchen. In der Beckengegend (vgl. Tafelfig. 1) macht sich nur zwischen den beiden Beinanlagen eine leichte Verdichtung des Mesenchymgewebes bemerkbar. Im übrigen interessiert uns vorläufig nur noch der Ausbildungsgrad der Wirbelsäule. Bei den kleineren zur Operation verwandten Tieren fehlt noch jeder Ansatz zur Wirbelbildung; bei den etwas größeren ist die erste Anlage der oberen Bögen eben erkennbar; die Wirbelkörper sind noch nicht in Bildung begriffen.

Reihe C^0 (1909).

Exstirpation der beiden linksseitigen Extremitäten. Die Operationsreihe C^0 wurde nur im Jahre 1909 ausgeführt. Das dazu benutzte Material entstammte der Reihe B^0 (1909) und besaß bei der Exstirpation des linken Vorderbeins eine Gesamtlänge von 25—30 mm, vom Mund zum After 10—11 mm. Die rechte normale Hinterextremität war bereits gegliedert mit mehr oder minder deutlicher Fußplatte und erster Andeutung der Zehen. Die ganze Extremität ist auf dieser Stufe erst wenige Millimeter lang, noch nicht frei abstehend, sondern dem Ruderschwanz anliegend. In der Beinanlage sind, wie schon aus ihrer oberflächlichen Beschaffenheit hervorgeht, um diese Zeit bereits weitgehende Differenzierungen vorhanden. Eine ganz entsprechende Ausbildung weist die Vorderextremität auf.

Da, wie vorausgeschickt werden mag, die Operationsreihe C^0 in der angestrebten Richtung keinen Erfolg erzielte, erübrigt es sich, auf den Ausbildungszustand des Operationsmaterials weiter einzugehen.

Reihe D^0 (1909).

Im Jahre 1909 wurde die Exstirpation des linken Vorderbeins (Reihe D^0) an Larven vorgenommen, deren Gesamtlänge 20—25 mm betrug und die vom Mund zum After 6—7 mm maßen. In diesem Alter bildet die Hinterextremität einen länglichen Zapfen von 1—1,25 mm Länge, der am distalen Ende eine eben beginnende Abplattung zeigt; die Vorderextremität ist von gleicher Beschaffenheit. Die Tiere waren also schon bedeutend weiter entwickelt als bei der Fortnahme des linken Hinterbeins.

Die Differenzierung der Beinanlage ist hier schon ziemlich weit vorgeschritten; allerdings sind markhaltige Nervenfasern in ihr noch nicht enthalten, aber das Mesenchym weist schon die ersten Verdichtungen als Anlage des Skeletes auf; auch finden sich schon in den distalsten Teilen der Knospe Blutgefäße. Der Schultergürtel beginnt eben sich anzulegen in der Form ganz leichter Mesenchymverdichtung am proximalen Ende der Beinknospe. Das Centralnervensystem dieser Tiere gleicht in seiner Form und der Ausbreitung der Fasermassen auf dem Querschnitt schon sehr dem fertigen Zustande; doch ist es noch ebenso wie das periphere System marklos.

Reihe E^0 und F^0 (1909).

Gekreuzte Amputation der Beinanlagen (Exstirpation der linken Vorder- und der rechten Hinterextremität = Reihe E^0 [1909]) wurde an Tieren ausgeführt, denen in der Operationsreihe D^0 bereits die linke Vorderextremität einige Tage vorher amputiert war. Die Exstirpation der rechten Hinterextremität wurde vorgenommen, als die Larven bereits eine Länge von 29—30 mm besaßen und vom Mund zum After 10—12 mm lang waren. Um diese Zeit ist das Hinterbein ein länglicher Zapfen mit bereits deutlich abgesetzter Fußplatte; sonst ist äußerlich noch keine Gliederung erkennbar.

Beide Hinterbeinknospen (Reihe F^0 1909) wurden bei Larven auf dem gleichen Ausbildungsstadium entfernt wie es eben für Reihe E^0 angegeben wurde.

Es muß hier betont werden, daß nicht alle Tiere in den einzelnen Operationsreihen genau von gleichem Alter waren bzw. auf gleicher Entwicklungsstufe standen, daß aber danach gestrebt wurde, die in der Entwicklung am rückständigsten Tiere für die Operationen auszusuchen, so daß die im Vorstehenden gebotenen Angaben über den jeweiligen Entwicklungsgrad nicht streng für alle Tiere der betreffenden

Reihe gelten; es waren auch immer einige Exemplare darunter, die etwas weniger weit entwickelt sein mochten, wie für die betreffende Reihe angegeben. Dies gilt besonders für die Operationsreihen D^0, E^0, F^0.

Während also im Jahre 1909 fünf verschiedene Operationsreihen gezüchtet wurden, beschränkte ich mich 1910 darauf, nur zwei Operationsreihen, jede davon aber in zwei Parallelserien, zu erhalten. Denn es zeigte sich, daß diese beiden Operationsreihen genügen, um den angestrebten Zweck zu erreichen. Das bedeutet eine wesentliche Entlastung des Experimentators, da die Ausführung der zahlreichen Exstirpationen in der nur kurzen dafür in Frage kommenden Zeit und die Überwachung so verschiedenen zahlreichen Materials sich sehr mühsam gestaltet. Dafür konnten dann im Jahre 1910 die Operationen um so sorgfältiger, insbesondere auch an jüngeren Tieren vorgenommen werden.

II. Serie I und II (1910), Reihe B^I.

Die in der ersten Serie des Jahres 1910 operierten Tiere waren durchweg jünger als in der Serie 0 des Jahres 1909. Bei Exstirpation des linken Hinterbeins (Operationsreihe B^I) war das Operculum ganz ausgebildet und die Anlagen der Hinterbeine traten als kleine runde Knospen nach außen deutlich hervor. Der Größenunterschied zu dem korrespondierenden Material des Vorjahres (Operationsreihe B^0) ist allerdings ein ganz unbedeutender. Das Züchtungsprotokoll gibt als durchschnittliche Größe der Reihe B^I bei der Exstirpation des linken Hinterbeins an: ganze Länge 16 mm; vom Vorderende bis zum After 5—6 mm. Doch bietet ja die Körpergröße nur einen unzuverlässigen Maßstab für Alter und Ausbildungsgrad.

Die fortgenommene Extremitätenanlage ist ein kleiner nur mit bewaffnetem Auge sichtbarer runder halbkugeliger Hügel, der noch keine frei nach hinten gerichtete Spitze aufweist, wie das bei der Reihe B^0 der Fall war (Fig. 4).

Die Tiere hatten 10 Tage vor der Operation die Gallerthülle des Eies verlassen.

Der allgemeine Entwicklungszustand sowohl wie auch der Differenzierungsgrad der Beinanlagen hält die Mitte zwischen Reihe B^0 (1909) und Reihe B^{II} (1910), ist also zwischen diesen beiden Grenzen eingeschlossen, weshalb hier einige kurze Angaben über den Differenzierungsgrad der Reihe B^I genügen werden.

In der Anlage des Hinterbeins ist im Gegensatz zu dem im Vorhergehenden beschriebenen Material B^0 von einem Nerven oder überhaupt

von einem nervösen Gewebe irgendwelche Spur noch nicht wahrzunehmen, auch nicht im proximalsten Teile der Anlage. Die Beinknospe erscheint auf Schnitten als eine dichte Anhäufung von großen runden oder polygonalen Mesenchymzellen, die in ihrer fast lückenlosen Masse keine Differenzierungen aufweisen.

Die Beschaffenheit des Nervensystems, insbesondere des centralen, ist im großen und ganzen schon gleich dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Zustande beim Operationsmaterial der Reihe B^0, so daß hierüber nichts gesagt zu werden braucht. Gleiches gilt von der Muskulatur und den Skeletverhältnissen, wenn auch namentlich in jener ein jüngerer Zustand noch mehr zutage tritt.

Reihe B^{II} (1910).

Bei der Exstirpation des linken Hinterbeins wiesen die Larven der Serie II 1910 eine Gesamtlänge von durchschnittlich 12 mm auf; vom vorderen Körperende zum After maßen sie 4,5 mm. Durch diese Maße kennzeichnen sie sich als die kleinsten und jüngsten des ganzen Operationsmaterials. Das Operculum ist auf diesem Stadium noch nicht fertig ausgebildet. Die linke Kieme wenigstens schaut mit ihren Spitzen noch unter dem Kiemendeckel hervor, während die rechte nicht mehr sichtbar ist. Diese Zeitbestimmung der Operation ist ziemlich genau, da die Vollendung des Operculums bzw. das Verschwinden der linken Kieme unter ihm in einem eng begrenzten Zeitraume erfolgt. Von etwa 100 Larven, bei fast allen denen noch die Spitzen der linken Kiemen mit unbewaffnetem Auge deutlich sichtbar waren, verschwand innerhalb von etwa $^3/_4$ Stunden, während welcher Zeit sich die Tiere in einer Schale auf dem Arbeitstisch befanden, die linke Kieme vollständig bei fast allen unter dem Kiemendeckel.

Auf diesem Entwicklungsstadium ist das Hinterbein ein nur unter dem Präpariermikroskop (Zeiss Obj. a_3, Oc. 3) mit Mühe erkennbarer sehr kleiner flacher Wulst, der am Tage vorher noch nicht mit einiger Sicherheit festgestellt werden konnte.

In dorsoventraler Richtung beträgt sein Durchmesser auf einem Querschnitt durch die ganze Larve gemessen an der Stelle der größten Ausdehnung (Fig. 5 zwischen ×, × ×) 0,219 mm. Da die Anlage auf 24 Schnitten von 10 μ Dicke getroffen ist, beträgt ihr Durchmesser parallel zur Längsachse des Tieres und senkrecht zu vorstehendem Durchmesser 0,24 mm. Die junge Beinknospe ist also ziemlich kreisrund, wenn man auf die bei solchen Messungen stets vorliegenden Fehlerquellen Rücksicht nimmt.

Über die Oberfläche ragt sie erst wenig in der Gestalt einer flachen Kuppe hervor. Ihre Dicke über der an die nach innen gewandten Grenzfalten (Fig. 4) gelegten Tangente zwischen 0⟨ und 0⟩ beträgt 0,1875 mm, ist also sehr gering; die absolute Dicke ist ja allerdings etwas größer, doch ist eine andre Messung noch willkürlicher, da die Abgrenzung gegen die Wandung der Leibeshöhle nicht bestimmt vorzunehmen ist. Es braucht eigentlich nicht gesagt zu werden, daß sich alle Maße auf einen individuellen Fall beziehen und daß natürlich eine gewisse, wenn auch nicht sehr große Variationsbreite derselben vorhanden ist.

Der Ort der Beinanlage auf diesem Stadium stimmt im großen und ganzen durchaus mit dem beschriebenen ihres ersten Auftretens überein. Nur sind die caudalen, neben dem Enddarm liegenden Aussackungen der Leibeshöhle schon etwas reduziert (später verschwinden sie ganz) und zugleich damit ist der Darm schon ein wenig weiter ventralwärts verschoben.

Als Bestandteile der in Rede stehenden Anlage sind nur vorhanden eine gleichmäßig dichte Anhäufung von durchaus gleichartigen mehr oder weniger rundlichen Mesenchymzellen und eine zweischichtige Epidermis. Nur in den inneren Randpartien liegen die Mesenchymzellen etwas locker, so daß sie deutliche Zwischenräume frei lassen, im Hauptteil der Anlage sind sie eng aneinander gerückt (Fig. 5). Der äußere Überzug wird geliefert von einem sehr regelmäßig zweischichtigen Epithel, das sich durch seine größere Dicke und die Anordnung seiner Zellen namentlich auf Schnitten sehr charakteristisch von der übrigen Epidermis abhebt. Irgendwelche Differenzierungen sind in der Beinanlage noch nicht nachweisbar, und, soweit erkennbar ist, fehlen in ihr noch außer allen skeletalen und muskulösen Bildungen auch Gefäße und Nerven; irgendwelche Anlage eines nervösen Gewebes ist nicht zu erkennen.

Ebenso wie von einem Extremitätenskelet noch nichts vorhanden ist, fehlt auch noch jede Anlage von Schulter- und Beckengürtel. Auch die Wirbelsäule ist noch nicht angelegt; die Chorda dorsalis besteht noch ohne jede Einschränkung. Die ersten skeletalen Anlagen finden sich im Bereich des Kopfes, aber auch in einem noch sehr anfänglichen Zustande. Der Hirnschädel ist dorsal noch vollständig offen bzw. eine bindegewebige oder häutige Kapsel, nur die Basis zeigt bereits knorpelige Skeletanlagen, die noch nicht seitlich am Gehirn heraufragen.

Die Muskulatur ist im Bereiche des Kopfes schon weitgehend differenziert. Ihr Zustand kommt für uns nur so weit in Betracht,

als von der Visceralmuskulatur zwei Muskeln für die vordere Extremität geliefert werden, nämlich der M. trapezoideus und der M. interscapularis. Sie treten schon früh an die Extremitätenknospe heran, wenn diese noch im undifferenzierten Zustande verharrt, sind aber nur bis an den basalen Teil der hier sehr lockeren Extremitätenanlage zu verfolgen und treten nicht etwa in die Beinanlage hinein. Ihr muskulöser Charakter ist schon mit völliger Sicherheit in ihrer histologischen Differenzierung gegeben.

Außerdem ist nur die Stammuskulatur vorhanden, deren Ausbildung aber in keiner Weise vollendet ist. Besonders zu beachten ist vielleicht der M. rectus abdominis, der bereits deutlich gesondert auftritt; er zieht unmittelbar an der Anlage der hinteren Extremitäten vorbei, und auf ein wenig älteren Stadien hat es den Anschein, als ob er in die Hinterbeinanlage eintrete und deren Muskulatur liefere, was aber tatsächlich nicht der Fall ist, wie KAESTNER (1893) nachgewiesen hat. Außer den eigenen Muskeln der Hinterextremität sind auch alle diejenigen noch nicht ausgebildet, welche die Extremität später mit dem Gürtel und mit dem Rumpf verbinden.

Verhältnismäßig weit entwickelt ist bereits das centrale Nervensystem. Alle Abschnitte des Gehirns, mit Ausnahme des Kleinhirns, sind vorhanden. Auch sind in allen Teilen bereits Fasermassen gebildet. Aber die histologische Differenzierung ist keineswegs schon irgendwo abgeschlossen. Insbesondere ist um diese Zeit das ganze Nervensystem, peripheres wie centrales, noch vollständig marklos.

Die Hemisphären des Vorderhirns sind bereits in größerer Ausdehnung entwickelt, während sie auf dem Stadium des ersten Erscheinens der Hinterbeinanlage noch gar nicht oder kaum eben vorhanden sind. Außerordentlich frühzeitig treten Fasermassen in diesem Hirnteile auf, die in ihrer Anordnung auf dem Querschnitt leicht zu übersehen sind. Sie sind in den oberflächlichen Partien angeordnet, während die innen davon liegende Hauptmasse der Hemisphärenwand von dichtgedrängten Zellen mit großen rundlichen Kernen eingenommen wird, von denen sich das Epithel der Ventrikelwand nicht scharf, aber deutlich abhebt. Im großen und ganzen zeigen die Hemisphären die gleiche Beschaffenheit wie beim älteren Operationsmaterial B⁰; sie sind nur kleiner und weisen noch weniger Fasermassen auf wie bei jenem, das durch Fig. 3 veranschaulicht wird. Die Form des Querschnitts der Hemisphären ist lang-oval, der dorsale Umriß etwas spitzer als der ventrale und die mediane, an die Fissura sagittalis angrenzende Seite durch die gegenseitige Anlagerung gerade gedrückt. Der Umriß

des Ventrikels ist im vordersten Teil rundlich, nach hinten zu allmählich in eine dreieckige Figur übergehend, deren Basis dorsal, deren Spitze ventralwärts gekehrt ist.

Auch die übrigen Gehirnteile weisen bereits eine Beschaffenheit auf, wie sie schon für die Operationsreihe B⁰ beschrieben und für das Mittelhirn durch Fig. 2 illustriert wurde. Es kann daher hier auf eine nähere Beschreibung verzichtet werden. Nur der Entwicklungsgrad des Kleinhirns mag durch ein Photogramm veranschaulicht werden; die paarigen Anlagen desselben sind noch gänzlich undifferenziert (Fig. 6) und in der Medianen noch weit voneinander entfernt (*kh*); den Schluß des Hirnrohres bildet hier eine nur sehr dünne nicht nervöse Membran (*m*). Überhaupt ist das Cerebellum der in der Ausbildung am wenigsten vorgeschrittene Hirnteil.

Über den Zustand des Rückenmarks ist nach der obigen Schilderung eines älteren Zustandes nichts besonderes zu sagen. An Stelle der Beschreibung trete hier darum die Abbildung eines Querschnittes durch das Lendenmark (Fig. 7).

Daß in der Beinanlage noch kein nervöses Gewebe erkennbar ist, wurde bereits erwähnt.

Reihe D^{I} (1910).

Die in der Reihe D^{I} 1910 operierten Tiere (Exstirpation des linken Vorderbeins) waren einen Tag älter als die Exemplare der Reihe B^{I} und dementsprechend ein wenig größer. Ihre Länge betrug höchstens, da auch hier immer die am wenigsten entwickelten Exemplare ausgesucht wurden, ganz 20 mm, vom Mund zum After fast 7 mm. Der Größenunterschied zu den Larven der entsprechenden Reihe des Vorjahres (D^{0}) ist also hauptsächlich auf Rechnung des Ruderschwanzes zu setzen. Aber trotz ziemlich gleicher Körpergröße (ohne Ruderschwanz) sind die exstirpierten Extremitätenanlagen etwas jünger als bei der gleichen Operation des Vorjahres. Hinter- wie Vorderbeinknospe ist ein noch sehr kleiner runder eben zur Zapfenform übergehender Knopf. Das Operculum war bei diesen Larven seit $1^{1}/_{2}$ Tagen völlig ausgebildet, so daß seit dieser Zeit die äußeren Kiemen verschwunden waren.

Irgendwelche Differenzierungen sind in der Extremitätenknospe noch nicht vorhanden. Sie gleicht in ihrer histologischen Beschaffenheit sehr dem Zustand dieser Anlage bei der Reihe D^{II}, von der Fig. 8 ein Bild gibt.

Auch der übrige Ausbildungsgrad der Tiere weist noch keine

wesentlichen oder besser gesagt auffälligen Abweichungen von dem etwas jüngeren Operationsmaterial der Reihe D^{II} auf.

Reihe D^{II} (1910).

Von den drei Operationsreihen D (Exstirpation des linken Vorderbeins) wurde zu den Operationen der Reihe D^{II} das jüngste Material benutzt. Die Exstirpationen der Reihe D^{II} wurden an Tieren vorgenommen, welche einen Tag älter waren als die zur Amputation des Hinterbeines in der Reihe B^{I} benutzten. Der Größenunterschied von diesen ist nicht bedeutend. Gegenüber dem Operationsmaterial der Reihe D^{I} waren die Tiere immerhin nicht unbedeutend jünger ($^1/_2$ Tag), wenn man bedenkt, daß in der Embryonalentwicklung kleine Zeiträume für das Fortschreiten der Formbildung vieles leisten können. Durchschnittlich maßen die Larven mit Ruderschwanz 12 mm, einige waren etwas größer bis höchstens 15 mm. Die Längenzunahme ist hauptsächlich auf Rechnung des Schwanzes zu setzen. Die Körperlänge (Vorderende — After) betrug auch bei diesen Larven 4,5—5 mm. Das Operculum ist vollständig entwickelt, und von den Kiemen also äußerlich nichts mehr wahrzunehmen.

Der Ausbildungszustand der Vorderbeinanlage ist ganz ähnlich dem vom Hinterbein der Reihe B^{II} beschriebenen. Aus dem schon angegebenen Grunde ragt die Anlage schärfer abgesetzt als beim Hinterbein in die Kiemenhöhle (*kh*) hinein, mehr in der Form eines runden kurzen Zapfens als einer Kuppe.

Ihre Ausdehnung in der Richtung der Längsachse des Tieres beträgt 0,19 mm. Der größte Durchmesser in der Ebene des Querschnitts (Fig. 8 zwischen ⟩ ⟨) an der proximalen Basis der Anlage ist anzugeben mit 0,2375 mm. Senkrecht zu diesem Durchmesser mißt die Anlage (Fig. 8 zwischen 0 0) 0,1313 mm. Daraus geht schon zur Genüge hervor, daß es sich bei der Exstirpation um ein winziges Gebilde handelt.

Den geweblichen Zustand zeigt das Photogramm der Fig. 8. Irgend welche Differenzierungen sind nicht bemerkbar; das einzig vorhandene Mesenchymgewebe ist an der Basis noch lockerer als im distalen Teil der Anlage; später wird es auch dort dichter. Eine Ausbildung oder auch nur Anlage eines nervösen, muskulösen oder skeletalen Gewebes ist ganz und gar nicht zu verzeichnen. Ebenso wie beim Hinterbein ist die Epidermis der Anlage gegenüber der sehr dünnen Bauchwand verdickt und zweischichtig, wenn sie auch, bedeckt und geschützt von dem dicken Operculum, nicht so derbe ausgebildet ist wie beim Hinterbein. Über die Muskulatur vergleiche man auch das Seite 209 Gesagte.

Was den Ausbildungsgrad des Centralnervensystems, des Achsen- und Schädelskelets anbelangt, so genügt es, auf die Beschreibung der Reihe B^{11} zu verweisen, da bei dem geringen Altersunterschiede der beiden Reihen bei D^{11} keine irgendwie bemerkenswerten Fortschritte in der Entwicklung zu verzeichnen sind.

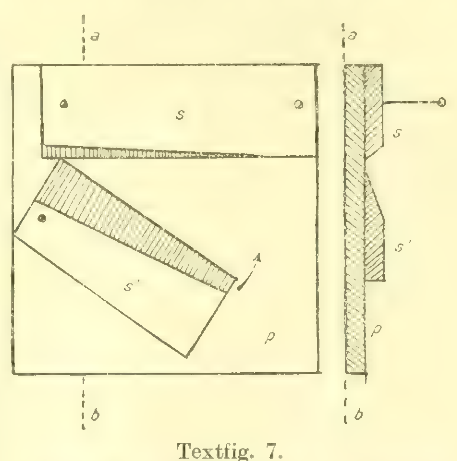
III. Die Ausführung der Exstirpation.

Die Exstirpation der Hinterbeinanlage selbst bei ganz jungen Larven gestaltet sich einfach. Man bringt die Tiere auf eine feuchte Unterlage von Fließpapier, die zweckmäßig auf eine Glasplatte gelegt ist, und saugt mit Fließpapier das allzureichliche Wasser ab. Mit geringer Übung gelingt es leicht, die Larven von vornherein in die richtige Seitenlage zu bringen. Sie haften an der feuchten Unterlage fest genug, so daß irgendwelches Festhalten oder gar Narkotisieren überflüssig ist. Am besten unter einem binocularen Präpariermikroskop wird nun die bei seitlich einfallender Beleuchtung eben sichtbare winzige Extremitätenanlage mit einer heißen Präpariernadel vorsichtig angestochen. Die Hitze der Nadelspitze genügt, um die Beinanlage zu versengen; diese klebt dabei in der Regel an der Nadelspitze fest und kann so sehr leicht entfernt werden. Besser und genauer läßt sich die Operation ausführen mit Hilfe eines Galvanokauters, der von mir ebenfalls verwandt wurde. Hohe Hitzegrade sind tunlichst zu vermeiden, da dann zu weitgehende Verbrennungen eintreten.

Wenn man wie vorstehend verfährt, entsteht meist nur eine kleine Wunde; doch kommt es oft vor, daß die unter der Hinterbeinanlage sich hinziehende Aussackung der Leibeshöhle geöffnet wird, wenn man mit der Nadel zu tief eindringt. In der Regel tritt dann über kurz oder lang aus der zu großen Wunde der Darm mehr oder minder hervor und die Tiere gehen dann meist zu Grunde. Auch können bei zu tiefer und zu umfangreicher Exstirpationswunde Blutungen auftreten, wenn auch die Beinknospe selbst noch keine Gefäße besitzt. In den weitaus meisten Fällen steht allerdings diese Blutung alsbald von selbst, so daß durch das geronnene Blut die Wunde zunächst verschlossen wird, doch gehen öfters auch daran die Larven ein. Nach der Operation bringt man die Tiere möglichst bald in frisches klares Wasser und dann wieder in das Aquarium zurück.

Schwieriger gestaltet sich naturgemäß die Exstirpation der Vorderbeinanlage, einmal weil sie von dem Operculum verdeckt wird, dann aber auch, weil sie bei geöffnetem Kiemendeckel in der Tiefe sehr schwer zu sehen und ein Operieren aufs Geradewohl natürlich ausgeschlossen ist.

Auf zweifache Weise erhielt ich gute Resultate. Zunächst wurden die Larven stets narkotisiert. 350—400 ccm Leitungswasser werden mit 10—15 Tropfen Chloroform kräftig geschüttelt. Die Tiere bringt man einzeln in dieses Wasser bis die Schluckbewegungen aufhören oder bis auf mechanischen Reiz hin keine Schwimmbewegungen mehr erfolgen. Im allgemeinen wird diese Narkose gut vertragen. Es empfiehlt sich sogar tiefe Narkose anzuwenden, die nach der Operation noch einige Zeit vorhält, weil dann infolge schwächerer Herztätigkeit die Blutung nicht zu stark wird, auch die Tiere nicht sofort nach der Operation kräftige Bewegungen machen und bei ihrem Erwachen die Wundränder nicht mehr so stark klaffen. Sind die Larven größer, so vertragen sie nach meinen Erfahrungen eine starke Narkose schlechter als ganz junge; sie sterben leicht, wenn sie nur ein wenig zu lange in dem Chloroformwasser bleiben. Daher benutzt man dann besser eine schwächere Mischung als oben angegeben und nimmt die Tiere heraus, sobald die spontanen Locomotionen aufhören, operiert schnell und bringt sie dann in ein großes Gefäß mit viel frischem Wasser.



Textfig. 7.
Korkunterlage für die Ausführung der Operationen. Erklärung im Text.

Wegen der linksseitigen Lage des Spiraculums beim Frosch wählt man zweckmäßig zur Exstirpation die linke Vorderextremität, da diese leichter zugänglich ist als die rechte.

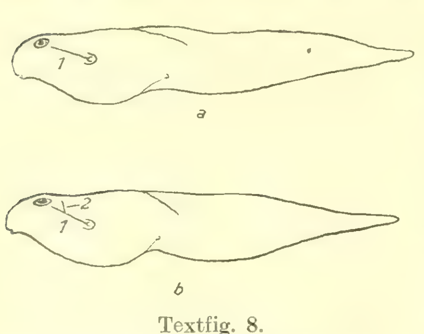
Die narkotisierten Tiere legt man zur Ausführung der Operation so auf die rechte Seite, daß der Kopf nach links gerichtet ist. Um die Larven in dieser Lage mit genügender Sicherheit festzuhalten, bediente ich mich einer Korkunterlage, die für ähnliche Fälle vielleicht einer kurzen Beschreibung wert ist (Textfig. 7).

Auf eine rechteckige Korkplatte (p) wird mit Nadeln ein dünner Korkstreifen (s) so aufgeheftet, daß dessen eine Kante, die vom Arbeitenden abgewandt ist, mit der hinteren Kante der Grundplatte zusammen fällt. Die vordere Kante ist nach links hin ein wenig, aber ziemlich steil abgeschrägt. Einen zweiten Korkstreifen (s') steckt man nun mit einer Nadel drehbar so auf, daß er mit jenem ersten Streifen einen

spitzen Winkel bildet, dessen Scheitel links vom Beschauer liegt. Die hintere Kante dieses zweiten Streifens ist flach abgeschrägt. Dreht man diesen nach hinten, so wird der genannte spitze Winkel verkleinert und zugleich gleitet die hintere Kante des zweiten Streifens ein wenig an der vorderen steilschrägen des ersten (*s*) nach oben.

Die Larve wird nun so auf diesen Tisch gelegt, daß der Rücken eine Stütze an der Vorderkante des erstgenannten Streifens (*s*) findet; der nach rechts zeigende Ruderschwanz liegt mit seiner rechten Flanke der Grundplatte zwischen den zwei Korkstreifen flach auf. Gegen die Ventralseite dreht man mit leichtem Druck den zweiten Korkstreifen (*s'*), dadurch zugleich den Vorderkörper der Larve etwas hebend. Mit dieser einfachen Vorrichtung gelingt es leicht, die für die folgende Operation bequemste Lage herzustellen.

Ebenso wie bei der oben schon beschriebenen Exstirpation des Hinterbeines braucht man hier künstliche Beleuchtung. Praktisch verwendet man dazu eine Nernstlampe mit vorgesetzter Sammellinse und läßt das Licht möglichst flach von der Seite her einfallen.



Textfig. 8.
Anlage der Schnitte (*1*, *2*) zur Exstirpation der Vorderbeinanlage.

Zunächst gilt es, das Operculum zu öffnen. Zu diesem Ende führt man am besten mit einer feinen Stielschere einen Schnitt vom Spiraculum aus auf den hinteren Rand des Auges zu, indem man das eine Blatt der Schere in die etwas nach hinten, also hier nach rechts gerichtete Öffnung des Kiemendeckels einführt (Textfig. 8, *1*).

Hierbei muß man sich hüten, den Schnitt zu steil zu legen, also so, daß er zu sehr nach dem oberen Augenrande gerichtet ist, weil dann außerordentlich leicht, namentlich bei so jungen Tieren wie der Serie II das Labyrinth verletzt wird und die Tiere dadurch für den angestrebten Zweck unbrauchbar werden.

Zuweilen gelingt es schon durch diesen einen Schnitt die Anlage der Vorderextremität in dem dadurch gebildeten Spalt sichtbar zu machen. Sie hebt sich bei stärkerer Vergrößerung und günstiger Beleuchtung als ein kleines weißliches Gebilde von dem dunkel pigmentierten Untergrund der Bauchwand nicht gerade sehr deutlich ab, oder man bemerkt sie nur mit größter Mühe bei Kenntnis ihrer Lage in dem

Schatten der klaffenden Wunde des Operculums. In der Regel wird man noch einen zweiten Schnitt (2) anbringen müssen, der von dem ersten zwischen Auge und Spiraculum dorsalwärts abzweigt, um die Anlage frei zu legen.

Die Exstirpation der Beinanlage läßt sich nun entweder dadurch vornehmen, daß man sie mit dem Galvanokauter zerstört oder mit der Schere herausschneidet. Eine erhitzte Präpariernadel ist in diesem Falle unbrauchbar, da sie heiß eingeführt werden muß und darum in der Wunde des Operculums Dampfbläschen erzeugt, welche die Beinanlage völlig verdecken, während die Kauternadel kalt eingeführt, an die Beinanlage angelegt und dann erst in Hitze gebracht wird.

Oder aber man legt den zweiten erwähnten Scherenschnitt so an, daß er zugleich die Beinanlage mit fortnimmt, was nach einiger Übung häufig gelingt. Mit diesem Schnitt wird, wenn er gut geführt ist, so daß eine wirklich totale Exstirpation der Beinanlage erfolgt, zugleich mit dieser Anlage ein Stückchen der hier sehr dünnen Leibeswand, der jene aufsitzt, mitgenommen. Ist die dadurch bedingte Verletzung nicht zu groß, so hat sie keine nachteiligen Folgen und die Wunde heilt schnell. Oft jedoch kommt es vor, daß aus der Öffnung der Leibeswand der Darm heraustritt, was den Tod der Tiere unvermeidlich zur Folge hat.

Für die Exaktheit der Versuche ist es von großem Wert, die Exstirpationen in einem möglichst kleinen Zeitraum auszuführen, damit der Altersunterschied der einzelnen Individuen einer Operationsreihe möglichst gering ist.

Im Jahre 1909 (Reihe B^0, C^0, D^0, E^0, F^0) wollte es nicht gelingen, diese Bedingung zu erfüllen, da zur Ausführung einer großen Anzahl von Exstirpationen in kurzer Zeit eine Geschicklichkeit notwendig ist, wie sie nur durch längere Übung erlangt wird.

Das Material der Reihe B^0 wurde in einem Zeitraum von 9 Tagen operiert, wobei allerdings danach gestrebt wurde, unter den zahlreichen vorhandenen Larven stets gleich weit entwickelte auszusuchen. Aber trotzdem wird der Entwicklungsgrad des Operationsmaterials in diesem Zeitraum kein einheitlicher mehr sein, ein Umstand, der bei Beurteilung der Folgen der Exstirpation sehr wesentlich in Rechnung zu stellen ist.

Ähnliches ist im allgemeinen zu sagen von den übrigen Reihen 1909 (C^0—F^0), insbesondere erstreckte sich die Exstirpation des linken Vorderbeins (Reihe D^0) über einen Zeitraum von 4 Tagen.

Im Jahre 1910 wurde der geschilderte Übelstand vermieden, indem die Operationen der Reihen B^I und D^I je innerhalb eines Zeitraumes von 24 Stunden, diejenigen der Reihen B^{II} und D^{II} an ein und dem-

selben Tage je innerhalb eines Zeitraumes von etwa 6 Stunden erledigt wurden. Namentlich also bei den Operationsreihen II 1910 kann mit gutem Recht von einer einheitlichen Ausbildungsstufe des Operationsmaterials gesprochen werden, da innerhalb der einzelnen Reihen der Alters- und damit der Ausbildungsunterschied zur Zeit der Operationen nur recht klein ist. Diese Gleichmäßigkeit des Operationsmaterials kam dann auch weiterhin durchaus zur Geltung.

IV. Die Aufzucht des operierten Materials und der äußerlich erkennbare Erfolg der Exstirpationen.

Die Aufzucht der jungen Larven bereitet im allgemeinen keine besondere Schwierigkeit. Allerdings muß man von vornherein damit rechnen, daß eine größere Anzahl aus verschiedenen Gründen im Laufe der Zeit zugrunde geht und darum für reichliches Material sorgen. Gute Durchlüftung der Becken ist erstes Erfordernis. Es ist empfehlenswert, einige Wasserpflanzen (jedoch nicht zu viele) in die Aquarien zu bringen. Man gibt als Futter Algenmassen, zerschnittene Regenwürmer u. dergl. Mit besonderer Vorliebe werden Kaulquappen gefressen, die durch Überbrühen mit heißem Wasser getötet sind. So finden überzählige Larven eine zweckmäßige Verwendung. Es ist selbstverständlich, daß die einzelnen Operationsreihen wenigstens im Anfange völlig isoliert voneinander gehalten werden müssen. Später können solche Reihen, deren Verwechslung ausgeschlossen ist, in einem Becken vereinigt werden, wie z. B. eine Reihe B und eine Reihe D, da wenigstens bei Ausbleiben der Regeneration auf weiter vorgeschrittenem Ausbildungszustand die beiden Reihen mit Sicherheit auseinander gehalten werden können.

Es genügt nun keineswegs, die einmal operierten Tiere unter günstigen Bedingungen aufzuziehen; vielmehr müssen sie häufig kontrolliert werden, ob nicht die exstirpierte Extremitätenanlage durch ein Regenerat ersetzt wird. Denn das Zustandekommen einer Regeneration vereitelt völlig den angestrebten Zweck. Sobald also auch nur ein winziges Regenerat sichtbar wird, ist die Exstirpation zu wiederholen und damit die Bildung einer Extremität überhaupt zu verhindern. Manchmal ist es schwer zu sagen, ob es sich um ein Regenerat der entfernten Beinanlage handelt oder ob die wie äußerst kleine Knospen erscheinenden Bildungen nicht einfach dadurch veranlaßt sind, daß der Wundrand nicht glatt verheilte, sondern kleine Hervorragungen bildet. Es ist aber dringend anzuraten, auf jeden Fall auch dann die Operation zu wiederholen.

Übersicht über die Operationen *B* und *D*	Serie 0 (1909)		Serie I (1910)		Serie II (1910)	
Operationsreihe	B^0	D^0	B^I	D^I	B^{II}	D^{II}
Tag der Exstirpation	11.—19. V. 1909	21.—24. VI. 1909	11.—12. IV. 1910	12.—13. IV. 1910	19. IV. 1910	20. IV. 1910
Anzahl der operierten Tiere .	?	?	100	46	40	52
1) Nummer und Datum der Nachoperationen; Zahl der kontrollierten Tiere	I 21.—24. V. 09 ?	I 2.—8. VII. 09 ?	I 15. IV. 10 32	I 16. IV. 10 45	I 21. IV. 10 32	I 27. IV. 10 23
2) Anzahl der bei den einzelnen Nachoperationen vorgefundenen Regenerate	?	? (nur wenige)	20	0	13	7
	II 14. VI. 09 ?	II 20. VII. 09 ?	II 19. IV. 10 26	II 26. IV. 10 34	II 27. IV. 10 24	II 11. V. 10 9
	? (nicht bei allen ein Regenerat)	0	11	29	1	8
	III		III 26. IV. 10 19	III 9. V. 10	III 2. V. 10 13	
	Bei der Mehrzahl kein Regenerat mehr		4	0	0	
			IV 9. V. 10		IV 11. V. 10 13	
			0		2	
Anzahl der am Ende der Metamorphose konserviert. Tiere.			10	21	10	9

Von den unmittelbaren Folgen der Operation erholen sich die Larven größtenteils bald, und der Heilungsprozeß verläuft bei den jungen Tieren außerordentlich rasch. Die Wundränder des Schnittes durch den Kiemendeckel legen sich von selbst glatt aneinander und verwachsen in einer Naht, die nach innen etwas eingezogen erscheint, als ob von unten (innen) her ein Zug auf sie ausgeübt würde. Nach einiger Zeit ist diese Naht noch deutlich zu erkennen, nach einigen Wochen ist sie oft garnicht mehr nachweisbar.

Bemerkt sei noch, daß bei den Nachoperationen der nun größeren und lebhafteren Larven stets Narkose angewandt wurde; es ist ferner oft zweckmäßig, die Larven auf der feuchten Fließpapierunterlage dadurch zu fixieren, daß man Streifen nassen Fließpapiers wie quere Riegel über die Tiere legt. Die Enden dieser Streifen drückt man an die Unterlage an, so daß die Larven unter einer Schleife festgehalten werden. Selbst größere, nicht betäubte Larven, die auf jede mechanische Reizung mit kräftigen Schlägen des Ruderschwanzes antworten, lassen sich auf diese Weise fesseln, so daß sie mit Sicherheit operiert werden können. Zugleich verhindern die quer übergelegten Streifen das Eintrocknen der Haut.

Die vorstehende Tabelle gibt eine Übersicht über die Operationen der Reihen B und D aus den drei Serien 0, I, und II.

Bei Züchtung der Serie 0 (1909) sind in das Protokoll keine Zahlenangaben über die Anzahl der operierten Tiere und der Regenerate aufgenommen worden; doch wird dieser geringfügige Mangel zur vollen Genüge ersetzt durch die Angaben bei den Serien I und II.

Die Reihe B^0 wurde am 2. Tage nach Abschluß der Exstirpationen zum erstenmal kontrolliert; es fand sich ein großer Prozentsatz von Regeneraten. Auch bei der zweiten Kontrolle, welche 21 Tage nach der ersten vorgenommen wurde, wiesen noch ziemlich viele, wenn auch längst nicht alle, ein Regenerat auf. Die Vermutung spricht nun dafür, namentlich mit Rücksicht auf die Zahlenverhältnisse der Reihen B^I bis D^{II}, daß die Tiere, welche bei der ersten Kontrolle noch kein Regenerat aufwiesen, ein solches bei der zweiten nunmehr ausgebildet hatten. Späterhin entwickelte nur noch ein mäßiger Bruchteil der Gesamtzahl ein Regenerat.

Weniger lebhaft trat die Regeneration zutage in der Reihe D^0. 8 Tage nach Vollendung der Exstirpationen fand sich ein Regenerat nur bei wenigen; bei der zweiten Kontrolle, 12 Tage später, kam überhaupt kein Regenerat mehr zur Wahrnehmung. Da also nur bei der einen Kontrolle ein Teil der Tiere ein Regenerat aufwies, läßt sich

die Vermutung nicht von der Hand weisen, daß manchmal eine einmalige Exstirpation genügt, um die Entwicklung eines Beines zu verhindern.

Bei der Materialreihe B[1], deren Zahlenangaben wie bei den folgenden Reihen auch die große Sterblichkeit der operierten Larven veranschaulichen, besaßen bei der ersten Prüfung von 32 Exemplaren 20 ein Regenerat. Allerdings handelt es sich dabei kaum in einem Falle um ein deutliches, ausgesprochenes Regenerat, es ist meist nur ein flacher Höcker, der dem Anschein nach auch nur Narbengewebe sein kann. Eine sichere Entscheidung läßt sich darüber nicht fällen. Bei der zweiten Nachprüfung war die Gesamtzahl der Tiere auf 26 zusammengeschmolzen, von denen elf nachoperiert wurden. Die Regenerate waren auch hier kaum als solche zu erkennen und vielleicht handelte es sich öfter nur um Narbenbildung. Auch bei der dritten Revision waren einige Regenerate vorhanden, während bei der vierten gar keine mehr angetroffen wurden. Nun ergibt sich aus einem Vergleich der Zahlen, daß bei der vierten Nachprüfung Larven vorhanden waren, die höchstens einmal nachoperiert waren. Von den 26 Larven der zweiten Revision waren ungünstigenfalls sechs noch nicht nachoperiert; zum zweitenmal nachoperiert wurden also nur fünf; es bleiben also 21 Larven, die nur einmal nachoperiert waren. Bis zur dritten Kontrolle starben sieben Larven; selbst wenn man annimmt, was wohl kaum zutrifft, — denn wie die Erfahrung beweist, sterben die nachoperierten Tiere leichter als die nicht ein zweites Mal verletzten — diese sieben Larven gehörten zu den eben genannten 21, so blieben von den einmal nachoperierten Tieren noch 14 übrig, von denen bei der dritten Nachprüfung höchstens vier noch einer letzten Operation unterzogen werden mußten. Im ungünstigsten Falle befanden sich also unter den Tieren der vierten Revision noch zehn, die nur eine Nachoperation durchgemacht hatten, die also seitdem kein Regenerat mehr gebildet hatten. Wie schon betont wurde, war es aber bei der erstmaligen Revision des Materials B[1] zweifelhaft, ob es sich um ein wirkliches Regenerat handelte, das bei der ersten Nachoperation entfernt wurde, so daß in diesem Falle die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß die erste Exstirpation bei einigen Tieren genügte, um die Bildung des betreffenden Beines zu verhindern.

Für die Reihe D[1] liegen die Verhältnisse übersichtlicher. Da bei der ersten Kontrolle kein Regenerat gefunden wurde, eine Nachoperation nur bei der zweiten Kontrolle vorgenommen wurde und bei der dritten Prüfung kein Regenerat mehr vorhanden war, sind alle Larven dieser Reihe höchstens einmal nachoperiert worden und haben dann kein

Regenerat mehr gebildet. Man gewinnt so offenbar den Eindruck, daß eine Regeneration nicht erfolgt, wenn die junge Beinanlage nur völlig entfernt wird, was gleich bei der ersten Exstirpation gelingen kann, in der Regel aber höchstens eine leichte Nachoperation erfordert.

Zu demselben Ergebnis gelangt man durch entsprechenden Vergleich der Zahlen für die Reihen B^{II} und D^{II}. Wenn die Angaben der Tabelle für die letztere Reihe dem zu widersprechen scheinen oder das doch nicht so deutlich zum Ausdruck bringen, so ist zu bedenken, daß die Verletzung der Larven bei der Operation D und ebenso bei jeder Nachoperation immerhin eine sehr schwere ist und die Tiere infolgedessen zahlreich eingehen. Daher sind aller Wahrscheinlichkeit nach die bei der zweiten Kontrolle nachoperierten Tiere nicht sämtlich identisch mit den bei der ersten schon einmal nachoperierten, so daß auch hier durchweg nur eine Nachoperation angenommen zu werden braucht.

Die Beschaffenheit des Regenerats, wie es bei den Nachoperationen entfernt wurde, ähnelt durchaus der ersten Beinanlage. Sobald es äußerlich als winzige kegelförmige Hervorragung sichtbar wird, besteht es aus großkernigen Mesenchymzellen, die dicht aneinander gelagert sind, allerdings nicht ganz so dicht wie in der ersten Beinanlage, von der es kaum zu unterscheiden ist. Als Zeichen lebhaften Wachstums finden sich zahlreiche Kernteilungsfiguren. Irgendwelche Differenzierungen sind noch nicht vorhanden. Die zugehörigen Nerven sind selbst bei etwas älteren Regeneraten höchstens bis an ihre proximale Grenze zu verfolgen; bei den jüngeren, wie z. B. der Serien I und II, gelingt auch dies noch nicht. Von einer Verletzung der Nerven am distalen Ende ist nie etwas wahrzunehmen; sie »endigen« wie bei der normalen Anlage zwischen den proximalsten Mesenchymzellen; weiter wenigstens sind sie nicht erkennbar. Von irgendwelchen besonderen Bildungen an ihrem distalen Ende ist nichts zu bemerken. Sie hören, wie auch in der normalen Anlage, anscheinend einfach auf. Zu bemerken ist ferner, daß es sich bei den Regeneraten der ersten Nachoperation um junge Tiere handelt, insbesondere in den Serien I und II, bei denen der Nerv auch in der unverletzten Anlage noch nicht oder doch nicht viel weiter zu verfolgen ist. Die Epidermis überzieht das Regenerat, als wenn sie nie verletzt gewesen wäre.

Stimmt in dem bis jetzt geschilderten Verhalten das Material des Jahres 1909 mit dem von 1910 durchweg überein, so machte sich weiterhin ein auffallender Unterschied bemerkbar. Es sei hier daran erinnert, daß die 1909 zu Serie 0 benutzten Tiere auf einem etwas weiter vor-

geschrittenen Entwicklungsstadium operiert wurden, als die Larven der Serien I und II 1910.

Die Weiterentwicklung der operierten Larven verlief 1909 bei reichlicher Nahrung durchaus unauffällig in der gleichen Weise wie die der unter genau denselben Bedingungen gehaltenen normalen Kontrolltiere. Die Tiere der Operationsreihe B^0 zeigten nach Beendigung der Metamorphose im allgemeinen ein Aussehen, wie es Fig. 9 zur Anschauung bringt. Das ungefähr in natürlicher Größe abgebildete Exemplar (seine Körperlänge betrug ohne Beine genau 14 mm) wurde 25 Tage nach dem Verlassen des Wassers am Leben erhalten. Die Tiere wurden aus dem Wasser herausgenommen, sobald sich ein starkes Bedürfnis nach Luftatmung bemerkbar machte. Dann ist der Ruderschwanz noch nicht völlig reduziert, vielfach ist er noch beinahe in einem Drittel seiner ursprünglichen Länge erhalten. Es empfiehlt sich, die Tiere möglichst früh aus dem Wasser aufs Trockene zu bringen, da sonst die Gefahr besteht, sie durch Ersticken im Wasser zu verlieren. Die Maceration der im Wasser absterbenden Exemplare setzt ungeheuer rasch ein, so daß sie für feinere Untersuchungen selbst dann unbrauchbar werden, wenn sehr kurze Zeit nach dem Tode eine Konservierung versucht wird. Die beginnende Maceration zeigt sich u. a. in der geringen Färbbarkeit der Kerne des Centralnervensystems, die wohl sämtlich vom Farbstoff tingiert werden, aber blasser als normal konservierte und vor allem kleiner als diese erscheinen. Bei schlecht konservierten oder vor der Konservierung bereits in Maceration eingetretenen Tieren ist fernerhin die Beschaffenheit der Retina ein Kennzeichen jener Umstände, indem sie dann u. a. gewöhnlich starke Faltungen aufweist, ihre Kerne sich nur blaß färben und in den oberen, nach dem Innern des Auges gelegenen Schichten die Maceration augenfällig ist.

Die Reduktion des Schwanzrestes erfolgt ziemlich schnell. Die jungen Frösche wurden in kleineren Glasschalen gehalten, in die einige Blätter und etwas Gras gegeben wurde. Das ist durchaus notwendig, da die Tiere durch die Adhäsion sehr leicht an dem Glasboden, mehr noch in dem Winkel zwischen Boden und Seitenwand festhaften und dann häufig zugrunde gehen.

Während die Fütterung der Kaulquappen keine Schwierigkeiten bietet, verursacht sie bei den jungen Fröschen einige Mühe. 1909 wurden die Tiere mit Blattläusen ernährt, die sie gern nehmen;da aber die operierten Tiere in der Locomotion mehr oder minder behindert sind, ist trotz reichlichen Futters meist ein Abmagern der Frösche zu verzeichnen. Darum wurde im folgenden Jahre zur künstlichen Fütte-

rung geschritten. Als Nahrung wurden außer Blattläusen, die stets in den Behältern vorhanden waren, winzige Stückchen von Regenwürmern und vor allem der Inhalt ausgequetschter Mehlwürmer verabreicht. Man hält dabei zweckmäßig das Tier zwischen den Fingern der linken Hand mit der Bauchseite nach oben, so daß der Kopf zugleich von unten her gestützt wird. Die Pinzette mit dem nicht zu großen Nahrungsbrocken wird von der rechten Hand in den linken Mundwinkel eingeführt und dadurch die Nahrung hinter die Zunge geschoben. Die Tiere gewöhnen sich sehr gut an diese Fütterung und gedeihen vortrefflich dabei. Es ist wichtig, die Behälter jeden Tag zu reinigen und die Frösche zuweilen kurze Zeit in frisches Wasser zu bringen. Auf diese Weise lassen sich die Tiere wochenlang nach der Metamorphose am Leben erhalten.

Im ersten Jahre der Versuche wurde ein größerer Teil der operierten Tiere vor Beendigung der Metamorphose in verschiedenen Entwicklungsstufen konserviert. Die übrigen suchte ich nach Beendigung der Verwandlung längere Zeit am Leben zu erhalten. Es gelang dies auch mit Tieren der Reihe B^0, denen nur ein Hinterbein fehlte.

Trotz des völligen Mangels eines Hinterbeines ist das Bewegungsvermögen nicht allzusehr beschränkt. Die Tiere springen mit ziemlicher Geschicklichkeit nach der Nahrung, erreichen aber sehr häufig nicht ihr Ziel. Beim Springen wie auch beim Schwimmen zeigen sie anfänglich Neigung, nach links umzukippen, ein Verhalten, das lediglich in dem einseitigen Antrieb durch das rechte Hinterbein begründet ist. Ebenso fällt es den Tieren sehr schwer, wenn sie beim Schwimmen durch Rotation nach links in Rückenlage geraten sind, sich wieder auf den Bauch zu drehen. Später bessert sich dies im allgemeinen; die Tiere werden geschickter; das Umkippen wird seltener, doch verschwindet es nie ganz. Das einzig vorhandene rechte Hinterbein, das bei der Larve seine normale Lagerung beibehält, rückt mit dem Abschluß der Metamorphose mehr und mehr in die Medianlinie des Körpers, sodaß es ausgestreckt die gradlinige Fortsetzung der Wirbelsäule bildet. Dadurch wird der After etwas nach links gerückt. Auffälliger als diese Verlagerung tritt bei äußerlicher Betrachtung das Fehlen der linken Beckenhälfte und die damit im Zusammenhang stehende Richtungsänderung des Os coccygis und des Os ilei der rechten Seite hervor. Durch den langen Querfortsatz des Sacralwirbels, der mit dem Darmbeinflügel artikuliert, wird seitlich von dem hinteren Ende der Wirbelsäule eine charakteristische Höckerbildung bedingt (*h* in Fig. 9), die namentlich beim hockenden Frosch deutlich in die

Augen fällt. Dieser Höcker tritt um so schärfer hervor, als dort eine helle Zeichnung, die in der Form einer durchbrochenen Linie an der Seite des Rückens parallel zur Medianlinie hinzieht, in einem stumpfen Winkel nach dem Ende des Steißbeins abbiegt. Er fehlt nun bei den Fröschen der in Rede stehenden Reihe links völlig und sein Ausfall wird namentlich dadurch augenfällig, daß die genannte helle Linie der linken Seite hier nicht nach außen ausgebuchtet erscheint wie rechts (Fig. 9 *h*), sondern nach innen schwach eingedrückt. Auch die helle mediane Zeichnung des Rückens ist von der Höhe des neunten Wirbels ab nach links abgebogen und hebt dadurch die Schrägstellung des Steißbeins noch mehr hervor. Das rechte Hinterbein ist normal entwickelt und auch im übrigen bieten diese Frösche äußerlich nichts besonderes.

Beim Fehlen des linken Vorderbeins ist an den Tieren äußerlich nichts auffälliges zu bemerken; dort wo das Vorderbein ansetzen sollte, zieht die Körperhaut glatt ohne jede Narbe oder dergleichen dahin. Aber ein andrer Umstand tritt hier in die Erscheinung, der für die weitere Aufzucht dieser Tiere verhängnisvoll wird. Bekanntlich atmen die Frösche mit einer Schluckbewegung und man sieht daher die Kehlhaut eines hockenden Frosches regelmäßig auf- und abgehen. Wird diese Bewegung unmöglich gemacht, so muß der Frosch ersticken. Fehlt nun dem jungen Frosch, der eben das Wasser verlassen hat, ein Vorderbein, so ist offenbar das andre Vorderbein allein zu schwach, den Vorderkörper zu stützen, so daß diese Tiere meist flach mit dem Bauche und der Kehle dem Boden aufliegen, dem sie außerdem durch die Adhäsion der feuchten Haut anhaften. Dadurch nun wird zweifellos die Atembewegung behindert, wenn nicht gar ganz unmöglich gemacht, so daß diese Tiere alle nach kurzer Zeit eingehen. Es gelang bisher noch nicht, eine geeignete Unterlage ausfindig zu machen, welche wenigstens das Ankleben unmöglich macht. Daher wurden später die Tiere der Operationsreihe D gleich beim Herausnehmen aus dem Wasser konserviert. Dadurch wurde es aber unmöglich, Exemplare dieser Reihen bis zur Ausbildung der Markscheiden im Gehirn, die beim Frosch erst sehr spät erfolgt, am Leben zu erhalten. Auch ist das, wie hier gleich bemerkt werden mag, bei andersartig operierten Tieren bislang ebenfalls nicht gelungen.

Ebenfalls die Tiere der Reihen C^0, E^0, F^0 boten nichts besonderes, das von dem bereits Geschilderten wesentlich abwiche. Falls nicht, wie in einigen Fällen, ein mangelhaftes Regenerat vorhanden ist, fehlen die exstirpierten Gliedmaßen ohne die Spur einer Verletzung in der Haut.

Verlief so in der Serie 0 im allgemeinen die Entwicklung und äußere Formbildung normal, so sind doch einige abweichende Fälle zu verzeichnen.

Es traten nämlich bei mehreren Individuen eine mangelhafte Ausbildung der in den Operationen nicht verletzten Extremitäten und zugleich Hyperdaktylie auf, die sich in mehreren Fällen bis zur völligen Hypermelie steigerte.

In der Reihe B^0 kamen zwei solche Fälle zur Beobachtung; da auf diese zunächst weiter kein Wert gelegt wurde, fehlt im Züchtungsprotokoll eine eingehende Beschreibung. Bei beiden Tieren fehlte das linke Hinterbein völlig; das rechte war in einem Falle in seiner ganzen Erstreckung doppelt, in dem andern besaß es nur eine Doppelung des Fußes; beide Füße waren im großen und ganzen normal, nur war der eine kleiner. Zugleich erscheint die rechte Hinterextremität unnatürlich verdickt, fast geschwollen, wie das auch in den gleich zu erwähnenden Fällen beobachtet wurde. Die Angaben beziehen sich auf Tiere nach gänzlich beendeter Metamorphose.

Auffällig wurde die Erscheinung, als von neun Individuen, die nach Exstirpation des linken Vorder- und des rechten Hinterbeins in der Reihe E^0 zur Aufzucht kamen, allein sechs mit Hyperdaktylie bzw. Hypermelie an den Hinterbeinen behaftet waren. Zwei typische Fälle dieser Doppelbildungen geben die Fig. 10 und 11, jene eine Verdoppelung des linken Hinterfußes (E_3^0 Nr. 3 vom 13. 8. 09 des Protokolls [das Datum bezieht sich auf den Tag der Konservierung]), diese eine vollständige Hypermelie (E_3^0 Nr. 2 vom 13. 8. 09 des Protokolls) im vergrößerten Maßstabe nach photographischen Aufnahmen.

Die Abbildung 10 zeigt den Fuß von der Unterseite. Bei diesem Tiere, das gegen Ende der Metamorphose konserviert wurde und noch ein ziemliches Stück des Ruderschwanzes besaß (links in der Figur), ist das operierte linke Vorderbein doppelt regeneriert. Beide Bildungen sind aber unvollkommen, steif, die eine ist länger mit unvollkommenem Fuß, die kürzere entspringt aus der Achsel der ersteren. Das exstirpierte rechte Hinterbein ist in der Form normal regeneriert, aber es ist bedeutend schwächer und kürzer als ein normales Bein. Auch das längere Regenerat der linken Vorderextremität ist kürzer als normal. Das linke Hinterbein ist auffallend dick und plump, als wenn es geschwollen wäre, kaum beweglich, wie durch Reizung festgestellt wurde. Der Fuß ist vollständig doppelt gebildet; es sind zehn Zehen vorhanden, von denen je fünf durch eine Schwimmhaut verbunden sind. Die Gliederung der Extremität in ihre einzelnen Abschnitte ist undeutlich, wie

durch Geschwulst verdeckt. Die Länge des ganzen Tieres mit Ruderschwanz betrug 33 mm, vom Mund zum After 13 mm. In andern ähnlichen Fällen ist diese Hyperdactylie vereinigt mit beginnender distaler Doppelung des Beines oder, wie Figur 11 zeigt, mit ausgesprochener Hypermelie.

Die abgebildete Mißbildung gehört ebenfalls der Reihe E⁰ an; sie wurde ebenfalls gegen Ende der Metamorphose konserviert (ganze Länge 27 mm; Mund bis After 15 mm). Das linke Vorderbein fehlt ganz (exstirpiert); das rechte Hinterbein ebenso. Das linke Hinterbein ist doppelt, indem neben dem normal vorhandenen Bein ventral von dessen Oberschenkel ein höchst unvollkommenes Bein entstanden ist; es ist unbeweglich, mit verkümmertem Unterschenkel und höchst mangelhaftem Fuß, der hakenförmig abgebogen ist. Auch das andre Bein ist nicht ganz ohne Mängel, insbesondere ist es zu kurz und plump und seine Gliederung etwas unscharf. Die Abbildung zeigt die Doppelbildung von der Innenseite, so daß das überzählige Bein das normale zum Teil verdeckt. Daß es sich hier, wie auch in andern ähnlichen Fällen, nicht um eine Verlagerung des rechten Beines handelt, geht aus der Lage des Afters hervor, der median von beiden Bildungen (in der Figur wegen des tiefen Schattens nicht zu erkennen) angetroffen wird.

Im übrigen verhielt sich die Formbildung der mit Doppelbildung der Gliedmaßen ausgezeichneten Tiere soweit erkennbar, durchaus normal. Die Reihe E⁰, die ja namentlich die geschilderten Erscheinungen aufweist, stammt aus Material, das auf schon vorgeschrittenem Stadium der Entwicklung operiert wurde. 12 Tage nach der Exstirpation der rechten Hinterbeinknospe wurde bei keinem der da noch zahlreichen Tiere ein Regenerat gefunden. Bei den Tieren der Reihe B⁰, die bei der Operation jünger waren, wurde nach 10 Tagen durchweg ein kleines Regenerat angetroffen. Diese Verzögerung der Regeneration, die später bei einem Teile der Tiere doch noch eintrat, ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die Exstirpation der Beinanlage in der Reihe E⁰ sehr gründlich erfolgte; vielleicht mag sie allerdings auch mit dem Alter der Larven zusammenhängen. Im übrigen wurde während der Aufzucht der Reihe E⁰ nichts auffälliges bemerkt. Es wird unten noch Gelegenheit sein, auf die Doppelbildung der Gliedmaßen zurückzukommen.

Beim Material der Serien I und II, das zur Zeit der Operationen jünger war als das der Serie 0, wurde nun im Verlauf der Züchtung eine merkwürdige Beobachtung gemacht.

Die Aquarienbecken, welche die Reihen B^{I} und D^{I} enthielten, waren ebenso wie die Becken der Reihen B^{II} und D^{II} genau so eingerichtet wie das Becken der normalen Vergleichstiere A. Die Fütterung, Lüftung und Wasserversorgung waren in allen Becken gleich; außerdem standen die einzelnen Becken durch Glasröhren miteinander in Verbindung. Das Wasser entstammte für alle demselben Behälter. Futter wurde stets reichlich gegeben. In dem gleichen Becken bei gleicher Anordnung war im Vorjahre die Züchtung erfolgt.

Es zeigte sich nun, daß anscheinend die Entwicklung der operierten Tiere verzögert wurde. Darüber findet sich im Protokoll 42 Tage nach der Exstirpation der Hinterbeinanlage der Reihe B^{I} folgende Eintragung: »Die operierten Tiere wachsen trotz gleicher Ernährungsbedingungen viel langsamer als die normalen. Während in der Reihe A^{I}, die gleich alt ist mit den Reihen B^{I} und D^{I}, heute Morgen schon einige Exemplare mit freien Vorderbeinen angetroffen wurden, sind selbst die Hinterbeine bei B^{I} und D^{I} erst klein entwickelt. Überhaupt stehen letztere im ganzen der Reihe A an Größe bedeutend nach.« Um jeden Einwand ungleicher Lebensbedingungen von vornherein abzuschneiden, wurden die Reihen B^{I} und D^{I} nach dieser Beobachtung in das Becken des normalen Materials A^{I} übertragen, so daß von da ab die drei Reihen in ein und demselben Becken aufwuchsen. Bemerkt sei noch, daß die Larven A^{I}, B^{I}, D^{I} aus demselben Laich stammten.

Ganz entsprechende Wahrnehmungen wurden gemacht an den Tieren der Serie II, und zwar sowohl an der Reihe B^{II} als auch an der Reihe D^{II}, die beide aus anderm Laich stammten, als die Reihen A^{I}, B^{I} und D^{I}.

Während nun im Vorjahre Formbildungsanomalien auftraten, die als Doppelbildung von Extremitäten sich äußerten, traten sie 1910 als Verkümmerungen von Extremitäten in die Erscheinung.

Sowohl in der Serie I 1910 als auch II 1910 entwickelten sich die nichtoperierten Extremitäten in der Mehrzahl der Fälle höchst mangelhaft.

Diese Unvollkommenheit der Formbildung der nichtverletzten Gliedmaßen ist in ungleichem Grade ausgeprägt; sie bewegt sich zwischen vollständiger Unterdrückung dieser Beine und mangelhafter Bildung einzelner ihrer Abschnitte. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Gesamtzahl der genannten Mißbildungen im Jahre 1910 in ihrem Verhältnis zu der Gesamtzahl der am Ende der Metamorphose konservierten Tiere. Als Mißbildungen sind nur gezählt diejenigen Bildungen, welche unbedingt und mit Sicherheit als solche zu bezeichnen

Mißbildungen der nicht exstirpierten Gliedmaßen in den Serien I und II 1910.

	Gegen Ende der Metamorphose konserviert			Gesamtzahl der Mißbildungen	Mißbildung der Hinterbeine			Mißbildung der Vorderbeine		
	im ganzen	ohne Regenerat	mit mangelhaftem Regenerat		Fehlen	ganz oder proximal	nur am Fuß	Fehlen	ganz oder proximal	nur distal
B^I	10	8	2	9	—	5	4	—	4	3
D^I	21	20	1	8	—	4	4	—	—	4
B^{II}	10	9	1	10	3	7	—	—	1	4
D^{II}	9	8	1	9		6	3	—	4	1

Als Mißbildung ist nicht eingetragen, wenn das nicht exstirpierte Bein nur im allgemeinen zu schwach entwickelt ist, im übrigen aber normale Formbildung aufweist.

sind, nicht aber diejenigen Gliedmaßen, welche bei sonst normaler Form nur eine auffallend schwächliche Ausbildung aufweisen. Die Unterscheidung in Mißbildungen des proximalen und distalen Teiles der Extremität ist nicht sehr streng zu nehmen; es soll dadurch nur angedeutet werden, daß ein ungleicher Grad der Mißbildung vorliegt. Auch ist in Rücksicht gezogen worden, daß am Ende der Metamorphose eine gewisse Variationsbreite in der Ausbildung des Fußes sich zeigt; deshalb sind nur die Fälle von Verbildung des Fußes in der Tabelle vermerkt, die unzweifelhaft nicht unter diese normale Variation fallen. Daher gibt die Tabelle, namentlich bezüglich des Vorderbeins, eher zu wenig als ganz genau die Zahl der Mißbildungen an.

Von den 100 in der Reihe B^I (vgl. auch erste Tabelle) operierten Tieren waren gegen Ende der Metamorphose nur noch zehn übrig; die andern waren im Laufe der Züchtung eingegangen. Nur zwei wiesen ein höchst mangelhaftes Regenerat der exstirpierten linken Hinterextremität auf (vgl. Fig. 16); aber neun zeigten mehr oder weniger weitgehende Mißbildung der bei der Exstirpation nichtverletzten rechten Hinterextremität und sieben außerdem noch unzweifelhaft mangelhafte Bildung der Vorder-

beine, die gegen etwaige zufällige Verletzungen sehr gut geschützt sind durch das Operculum.

Bei der Reihe D^I ist die Zahl der Mißbildungen nicht so groß; sie finden sich aber sowohl an dem nichtoperierten Vorderbein (vier) als auch an den Hinterbeinen (acht unter 21 Individuen, die am Ende der Metamorphose konserviert wurden). Hier sei daran erinnert, daß zu der Reihe D^I von den vier im Jahre 1910 gezogenen Reihen der Serien I und II das älteste Operationsmaterial benutzt wurde.

Die auffallendsten Mißbildungen treten nun in der Reihe B^{II} auf, die, wie schon gesagt wurde, aus dem jüngsten Operationsmaterial stammt. Es gelang in dieser Reihe zehn Individuen bis zur Metamorphose aufzuziehen. Eins davon hatte an Stelle der fortgenommenen Hinterextremität ein höchst mangelhaftes Regenerat gebildet. Alle zehn wiesen starke Mißbildungen an den nicht operierten Gliedmaßen auf, insbesondere an den Hinterbeinen. Bei drei Tieren fehlt das rechte Hinterbein vollständig, als ob es nie dagewesen wäre (vgl. Fig. 12); bei den sieben andern ist das rechte Hinterbein höchst krüppelhaft gebildet; bei fünf sind außerdem noch die Vorderbeine mit starken Mängeln behaftet.

Ganz ähnlich steht es mit der Reihe D^{II}. Die neun zur Aufzucht gelangten Exemplare, unter denen eines ein stummelförmiges Regenerat der linken Vorderextremität aufwies, entwickelten die Hinterbeine mehr oder weniger mangelhaft; zugleich zeigen fünf mehr oder minder starke Kümmerung des rechten Vorderbeins.

Am stärksten betroffen von den Mißbildungen sind also nach der Tabelle die Hinterbeine; Verbildungen der Vorderbeine stehen an Zahl zurück; doch ist bei diesem Vergleich darauf zu achten, daß in allen Fällen, in denen Mißbildung der Hinterbeine vorliegt, die Vorderbeine schwächlicher ausgebildet sind, als sie normalerweise sein sollten, ohne daß sie vielleicht Mißbildung der Form aufweisen. Diese Fälle sind nicht in die Tabelle eingetragen. Überhaupt sind bei fast allen operierten Tieren des Jahres 1910 die nichtverletzten Beine schwächer entwickelt als bei normalen Vergleichsfröschen gleichen Alters und gleicher Größe. Die dabei zutage tretende Schwäche der Vorderbeine machte sich dahin noch unangenehm bemerkbar, daß auch die Tiere der Reihen B ihren Vorderkörper nach dem Verlassen des Wassers auf die Dauer nicht genügend stützen konnten, so daß auch sie meist platt am Boden auflagen. Weil dadurch, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, die Atembewegung verhindert wird, konnten auch aus diesen Operationsreihen keine Tiere nach dem Verlassen des Wassers am

Leben erhalten werden. Dahin unternommene Versuche endeten mit dem Eingehen der Tiere.

Um überflüssige Wiederholungen zu vermeiden seien von den in Rede stehenden Mißbildungen nur einige typische Fälle näher beschrieben und durch die Fig. 12—20 erläutert. Mit Ausnahme der Fig. 12, die bei schwächerer Vergrößerung aufgenommen ist, sind die photographischen Aufnahmen der Fig. 13—20 alle bei genau gleicher Vergrößerung gemacht worden, um einen Vergleich zu erleichtern. Ebenfalls zum Zweck des Vergleichs und als Maßstab der normalen Ausbildung auf dem Entwicklungsstadium der übrigen Abbildungen bringen Fig. 13 und 14 Aufnahmen normaler Extremitäten von Tieren, die mit denen der übrigen Abbildungen gleiche Größe und im allgemeinen gleiche Ausbildung besaßen. Fig. 13 zeigt einen normalen rechten Hinterfuß von der unteren Fläche gegen Ende der Metamorphose (Schwanz erst zum Teil reduziert); Fig. 14 einen rechten normalen Vorderfuß von einem ebensolchen Frosch. Schon allein der Größenvergleich ist lehrreich. Während auf Fig. 14 nur der Fuß im Gesichtsfelde Platz hat, umgreift das gleich große Feld, z. B. in Fig. 15 das ganze Hinterbein; auf andern Bildern ist der Größenunterschied noch auffallender.

Ein recht merkwürdiger Fall der Gliedmaßenkümmerung ist in Fig. 12 zur Darstellung gebracht, welche die Bauchseite eines Frosches der Reihe B^{II} zeigt (B_8^{II} vom 14. 6. 10 des Protokolls). Exstirpiert war bei diesem Tier also lediglich die Anlage des linken Hinterbeins (rechts in der Figur). Es ist ein Frosch in weit vorgeschrittener Metamorphose mit schon stark reduziertem Ruderschwanz. Seine Gesamtlänge beträgt 23,5 mm, ohne Schwanz 13 mm. Rechtes Vorderbein ist bereits frei; es ist für die Größe des Tieres viel zu schwach und außerdem nur unvollkommen gegliedert. Statt des Fußes ist ein kleiner rundlicher Knollen vorhanden, der einige flache Höckerchen erkennen läßt. Das linke Vorderbein ist noch nicht frei, doch ist in dem Operculum bereits die Durchlaßöffnung gebildet (*o*). Nach Abpräparation des Opercularrestes zeigt sich, daß es ebenfalls mangelhaft gebildet ist, aber der Fuß ist etwas vollkommener als rechts; er ist deutlich abgesetzt und größer und läßt längere Zehenanlagen erkennen. Die beiden Hinterbeine fehlen ohne irgendwelche äußere Spur, als ob sie nie vorhanden gewesen wären.

In den meisten Fällen ist bei Exstirpation des linken Hinterbeins das rechte wohl vorhanden, aber in stärkerem oder geringerem Grade mißgebildet. Die schwächste Form der Mißbildung zeigt Fig. 15, die

von der Bauchfläche gesehen das verkrüppelte rechte Hinterbein eines Frosches der Reihe B^{II} (B_6^{II} vom 12. 6. 10 des Protokolls) zur Anschauung bringt bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 13. Der Ausbildungsgrad stimmt im allgemeinen mit dem des Tieres der Fig. 12 überein. Auch hier ist der Ruderschwanz schon stark reduziert. Die Vorderbeine sind frei und im Gebrauch; sie sind der Form nach normal aber etwas schwach entwickelt. Das linke Hinterbein fehlt glatt ohne auffallende Bildung. Das rechte ist verkrüppelt; viel zu kurz, mit Verdickungen, die fast den Eindruck von Geschwülsten machen. Außerdem ist es gedreht, so daß die Fußspitze nach der Medianlinie zeigt statt nach außen. Verkümmerte und miteinander verwachsene Anlagen von drei Zehen sind vorhanden. Im Leben wurde das Bein nicht bewegt; es ist offenbar gebrauchsunfähig.

Nicht nur, wenn die Bildung des in der Anlage exstirpierten Hinterbeins ausbleibt, sondern auch wenn es durch ein mangelhaftes Regenerat vertreten ist, kann die Bildung der übrigen Beine gehemmt sein. Denn wie eine Hemmung, wie ein Stehenbleiben in der Entwicklung muten schon bei äußerlicher Betrachtung die meisten Mißbildungen an, insbesondere aber solche wie sie in einem typischen Fall in Fig. 16 zur Darstellung kommt. Es handelt sich um ein Tier der Reihe B^{I} (B_3^{I} vom 14. 6. 10 des Protokolls; vgl. auch unten S. 270), das wie alle andern gegen Ende der Metamorphose konserviert wurde. Seine Körperlänge beträgt 25 mm, von der Schnauzenspitze zum After mißt es 11.5 mm. Auf den ersten Blick erinnert die äußere Gesamtform noch an eine Kaulquappe; insbesondere wegen des Entwicklungszustandes der Hinterbeine; aber die Metamorphose ist schon weit vorgeschritten; der Ruderschwanz ist schon stark reduziert, auf dem Rücken sind die für den Frosch charakteristischen Seitenkantenlinien (vgl. Fig. 9) längst vorhanden. Das rechte Vorderbein ist frei, das linke noch nicht. Die Umbildung des Mundes hat schon begonnen. Das linke Hinterbein, dessen Anlage exstirpiert wurde, ist durch ein kleines Regenerat in der Form eines etwa 0,5 mm langen geraden kegelförmigen Zapfens vertreten. Das rechte ist ein ebensolcher Zapfen von ungefähr 2 mm Länge, der an der Spitze etwas abgeplattet ist und als Andeutung von Zehen drei winzige rundliche Knöllchen aufweist. Das rechte Vorderbein ist auch von mangelhafter Ausbildung; insbesondere ist der Fuß mißgestaltet; zwei von den drei vorhandenen Zehen sind miteinander der Länge nach verwachsen, wie verklebt. Das ganze Vorderbein besitzt große Ähnlichkeit mit dem in Fig. 18 abgebildeten.

Endlich sei noch erwähnt eine Mißbildung des rechten Hinterbeins aus der Reihe B^1 (B_3^1 vom 10. 6. 10), die fast einem Fehlen gleichkommt. Sie ist in Fig. 17 zur Anschauung gebracht. Das Tier ist noch nicht ganz so weit entwickelt wie die bisher besprochenen, da der Schwanz noch ein klein wenig länger ist als bei jenen. Die Gesamtlänge beträgt 30 mm, die Körperlänge bis zum After 11.8 mm. Der Schwanz ist aber schon zu einem Teil reduziert. Die Vorderbeine sind beide frei und wurden im Leben gebraucht. Aber sie sind beide anormal gebildet, sie sind zu schwach und die Füße fehlen. Die Zehen sind nur durch runde kugelige oder längliche Zapfen angedeutet. Diese rudimentären Vorderbeine sind, wie durch mechanische Reizung festgestellt wurde, durchaus sensibel. Das linke Hinterbein fehlt völlig, als ob es nie dagewesen wäre. Das rechte ist außerordentlich rudimentär. Makroskopisch ist auf der ventralen Ansicht unmittelbar vor dem After nur ein sehr kleines Knöllchen zu erkennen. In Vergrößerung zeigt es sich, daß wir es hier mit dem rechten Hinterbein zu tun haben. Seitwärts vom After, von der normalen Ursprungsstelle des Beines zieht sich ein schwacher querer Wulst am ventralen Hinterrande des Bauches, der noch durch den nicht völlig umgewandelten Darm etwas aufgetrieben erscheint, bis vor den bereits median gelegenen After. Vor diesem endet er in drei in der Querlinie nebeneinander liegenden kugeligen Auftreibungen, deren mittlere genau vor dem After liegt, die beiden andern rechts bzw. links davon. Außer diesen Abnormitäten der Beine wies die Formgestaltung des Tieres keine Abweichung von der Norm auf.

Aber nicht nur an dem unverletzten Hinterbeine der Reihen B treten Mißbildungen auf, auch an den Vorderbeinen. Ein Beispiel starker Kümmerung der Vorderextremitäten wurde bereits oben in Fig. 12 gegeben; ein zweites, in dem es sich hauptsächlich um mangelhafte Bildung der distalen Glieder handelt, bringt Fig. 18, welche den rechten Vorderfuß in der Ansicht von unten darstellt. Die Länge des ganzen Tieres (B_4^{11} vom 11. 6. 10) beträgt 23 mm, ohne Schwanz bis zum After 13.5 mm. Der Schwanz ist schon ungefähr um zwei Drittel seiner ursprünglichen Länge zurückgebildet. Beide Vorderbeine sind frei. Das linke Hinterbein fehlt; an seiner normalen Stelle wie auch in allen andern entsprechenden Fällen keine Spur von Narbe, sondern die Haut ist glatt, als ob nie ein Eingriff vorgenommen wäre. Das rechte Hinterbein ist anormal geformt; der Oberschenkel ist ziemlich normal, aber der Unterschenkel ist zu kurz, mit Verdickungen. Der Fuß ist ganz krüppelig, die Zehen sind miteinander in ganzer Aus-

dehnung verwachsen und stehen steif rechtwinklig vom Metatarsus ab. Die Vorderbeine sind im ganzen normal, aber auch hier sind die Füße unvollkommen, die Zehen sind rudimentär und zum Teil miteinander verwachsen. Bei diesem Tier zeigt sich also, daß, wenn nur verhältnismäßig geringe Mißbildungen der Extremitäten auftreten, zuerst und am meisten die distalen Glieder davon betroffen werden, wie das auch aus den andern Fällen hervorgeht.

Endlich sei noch einer von jenen Fällen mitgeteilt, in denen bei experimentell erzeugtem Fehlen des linken Vorderbeins die übrigen Beine sich höchst mangelhaft entwickelten. Die Fig. 19 stammt von einem Frosch der Reihe D^{II} (D_1^{II} vom 12. 6. 10). Die Metamorphose ist schon weit vorgeschritten. Mit Ruderschwanz mißt das Tier 28 mm, ohne denselben 12.5 mm. Die Reduktion des Schwanzes hat längst begonnen. Das rechte Vorderbein ist frei, das linke fehlt. Das rechte ist zu kurz und zu dünn, der Fuß ist sehr mangelhaft. Vorhanden sind die Anlagen von vier Zehen, die nur ganz unvollkommen oberflächlich voneinander gesondert sind. Beide Hinterbeine (Fig. 20) sind hochgradig verkrüppelt. Sie sind in Ventralansicht in der Fig. 20 abgebildet. Wir haben nur klumpige Bildungen vor uns, die allerdings die einzelnen Teile, Oberschenkel, Unterschenkel, Metatarsus, Zehen, in winkeliger Stellung zueinander erkennen lassen, aber in höchst unvollkommener Gliederung. Die Hinterbeine sind völlig gebrauchsunfähig; am rechten finden sich vier Höckerchen, die als Zehenanlagen gedeutet werden können, am linken deren nur drei. Diese Klumpfüße ähneln sehr dem rechten Vorderfuß der Fig. 12.

Damit sei zunächst die Schilderung der Mißbildungen der Serien I und II abgeschlossen. Es wird noch Gelegenheit sein, einige weitere hinzuzufügen.

V. Konservierung und Technik der Untersuchung.

Als Konservierungsmittel wurde ausschließlich ZENKERS Gemisch angewandt, daß sich in jeder Beziehung vorzüglich bewährte. Anfänglich benutzte ich es erwärmt bei einer Temperatur von etwa 40°, doch kam ich bald davon zurück, weil die Tiere, selbst wenn sie vorher narkotisiert sind, vor dem allerdings schnellen Tode Muskelzerrungen zu bekommen pflegen; namentlich die dorsalen Rumpfmuskeln kontrahieren sich dabei so stark, daß Kopf und Steißbein nach oben gekrümmt werden, ein Umstand, der das Anfertigen von genau orientierten Schnittserien sehr erschwert. Daher wurden die Tiere später nur noch in kalte ZENKERsche Lösung gebracht. Die Konservierung ist sehr gut;

übermäßige Kontraktionen von Muskeln treten nicht auf, so daß die Tiere ihre natürliche Gestalt behalten. Vorheriges Narkotisieren wurde als überflüssig nicht mehr angewandt. Ausgewaschen wurde zuerst mit Wasser, dann mit 70%igem Alkohol, dem etwas Jodjodkalium (nach Mayer) zugesetzt wurde; dann Härten in Alkohol und möglichst bald Einbettung in Paraffin. Die Aufbewahrung der Objekte in Paraffinblöcken ist nicht nur äußerst bequem, sie sichert auch am besten die gute Erhaltung. Bei Kaulquappen empfiehlt es sich sehr, vor dem Einbetten den Darm zu entfernen, da er oft harte Partikel, wie Sandkörnchen und dergleichen einschließt, die beim Schneiden außerordentlich hinderlich sind. Man öffnet bei den konservierten Tieren die Bauchhöhle und spritzt mit einer Pipette den Darm in einzelnen Stücken, in die er sehr leicht zerfällt, heraus.

Die Untersuchung erfolgte hauptsächlich an genau orientierten Querschnitten, doch wurden zur Kontrolle auch Längsschnitte angefertigt.

Auf gute Orientierung der Querschnitte ist der größte Nachdruck zu legen, weil sonst Bilder entstehen können, die in einem ganz normal gebauten Tiere anormale Bildungen vortäuschen können. Äußere Anhaltspunkte genügen für die Orientierung nicht. Da man bei der Untersuchung des Nervensystems die Schnauzenspitze nicht nötig hat, so verfährt man zur Herstellung genauer Orientierung für die Querschnitte am besten wie folgt. Zunächst wird nach dem Augenschein der Frosch mit der Schnauze nach oben möglichst senkrecht zur Schnittebene eingestellt, wobei besonders darauf zu achten ist, daß symmetrisch korrespondierende Punkte der rechten und linken Körperhälfte, z. B. die Augen, genau gleichartig von der Schnittebene berührt werden. Da das aber nur zufällig gelingt, muß man die ersten Schnitte durch die Nasengegend kontrollieren, ob sie rechts und links genau symmetrische Bilder geben, und eventuell die Orientierung verbessern, indem man eine Seite des Objekts hebt bzw. senkt. Als besonders gute Anhaltspunkte für eine gute Querorientierung haben sich die inneren Öffnungen der Nasengänge erwiesen. Wenn beide Öffnungen gleichzeitig auf einem Schnitt erscheinen, kann die Orientierung als ausreichend genau angesehen werden. Im Verlaufe der Serie hat man dann noch öfters Gelegenheit, die Orientierung zu kontrollieren, so an den Augen, der Linse, dem Nervus opticus und an andern Teilen. Jedenfalls kann man bei Beobachtung dieser Maßregeln sicher sein, keine schräg geschnittene Serie zu bekommen. Für frontale Längsschnitte wird man leicht ähnliche Anhaltspunkte für die feinere Orien-

tierung benutzen können, z. B. Teile des Labyrinths, die Augen und andres. Für sagittale Schnittrichtung ist unbedingt genaue Orientierung nicht so notwendig, wie für die andern Schnittebenen, da rechte und linke Körperhälfte, die durch schiefe Schnittrichtung unsymmetrische statt symmetrische Bilder geben, niemals zugleich in einem Schnitt getroffen werden. Das beste Kontrollmittel ist hier die Chorda dorsalis, das allerdings erst dann angewandt werden kann, wenn schon die eine Hälfte geschnitten ist; auf jeden Fall kann man aber an ihr die Stärke der Abweichung von der idealen Schnittrichtung beurteilen.

Vor dem Färben wurden die Schnitte in allen Fällen noch einmal in schwachem Alkohol mit Jodjodkaliumzusatz ausgewaschen.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin (nach Delafield), Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylin-Säurefuchsin, Safranin-Anilinblau und Hämatoxylin-Kupferlack nach Weigert (Methode von 1885), letzteres um die Markscheiden kenntlich zu machen. Das in Zenkers Gemisch konservierte Material wurde für die Weigertsche Färbung wie gewöhnlich durch Xylol in Paraffin eingebettet. Die mit Eiweiß-Glyzerin aufgeklebten Paraffinschnitte wurden in Xylol von dem Paraffin befreit, die gebräuchlichen Alkoholstufen hinuntergeführt, dann kurze Zeit in Wasser und mindestens 24 Stunden in eine 4%ige wässerige Lösung von Kaliumbichromat gebracht. Darauf folgte leichtes Abspülen mit Wasser und ein ebenfalls 24 Stunden dauerndes Bad in einer halbgesättigten Lösung von neutralem Kupferacetat in Wasser. Dann wurde mit Leitungswasser leicht abgespült und eine Stunde mit dem Weigertschen Hämatoxylingemisch gefärbt. Differenziert wurde mit der von Weigert angegebenen Lösung von Borax und rotem Blutlaugensalz in Wasser, doch empfiehlt es sich, diese Lösung nicht in der angegebenen Stärke anzuwenden, sondern sie sehr stark zu verdünnen. Die Resultate sind durchaus brauchbar. Ob die erwähnte Behandlung der Schnitte mit Kaliumbichromat durchaus notwendig ist, lasse ich dahingestellt. Jedenfalls kommen mir die danach erzielten Färbungen besser vor als ohne dieselbe.

VI. Serie 0 (1909).

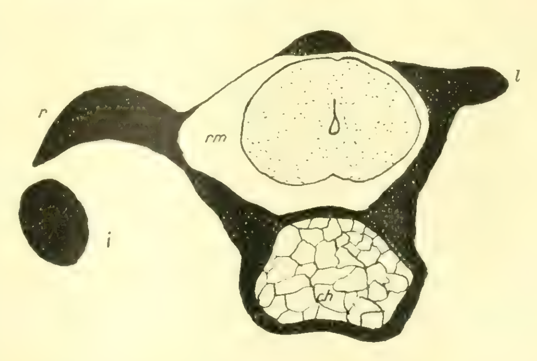
A. Skelet und Muskulatur der Beckengegend in den Reihen B^0 und C^0.

Gegen Ende und auch nach Abschluß der Metamorphose zeigen die Befunde an Skelet und Muskulatur in der Beckengegend sowie am peripheren und spinalen Nervensystem der beiden Materialreihen B^0 und C^0 eine solche Übereinstimmung, daß eine zusammenfassende Be-

schreibung genügt. Die Materialreihe C^0 kann bezüglich des Verhaltens der Beckengegend, der peripheren Lumbalnerven und des Lumbalmarks der Reihe B^0 vollkommen gleichgestellt werden, weil die ihr zugehörigen Tiere ja nachträglich aus der Reihe B^0 herausgenommen sind. Es wird daher in diesem Abschnitt, der sich nur mit dem Fehlen des linken Hinterbeins und dessen Folgen im peripheren und spinalen Nervensystem beschäftigt, zwischen beiden Reihen kein Unterschied gemacht.

Als Grundlage für die Beschreibung der in allen entsprechenden Fällen wesentlich übereinstimmenden Befunde sei ein Tier gewählt, das nach der ersten Exstirpation des linken Hinterbeines mindestens noch 42 Tage lebte[1]. Es ist ein kleiner Frosch (B^0_{10} Nr. 2 vom 30. 6. 09 des Protokolls), dessen Ruderschwanz erst zum Teil reduziert ist. Seine Gesamtlänge beträgt 29 mm, ohne Schwanz bis zum After 11 mm. Das linke Hinterbein fehlt gänzlich; die drei übrigen Beine sind durchaus normal und in kräftigem Gebrauch. Das rechte Hinterbein hat mit Fuß eine Länge von 14 mm. Außer dem Fehlen des linken Hinterbeins fällt äußerlich die mangelhafte Bildung des Beckens auf. Im übrigen zeigt das Exemplar durchaus normale Formgestaltung.

Bei der Untersuchung springt sofort die nur halbseitige Ausbildung des Beckens in die Augen, dessen Mangelhaftigkeit ja schon äußerlich hervortritt. Das Skelet ist noch ganz und gar knorpelig, die Wirbelkörper sind erst im Entstehen begriffen. Dementsprechend fehlt auch noch das Steißbein, das bei älteren Fröschen gleicher Operationsart aus der Medianlinie herausgebogen ist nach der linken Körperseite hinüber. Die rechte Beckenhälfte ist, wie nicht anders zu erwarten, normal ausgebildet, nur ist ihr distales Ende etwas mehr als normal der Medianebene genähert. Die oberen, das Medullarrohr umfassenden Wirbelbögen sind bereits vorhanden und



Textfig. 9.
Querschnitt durch die junge Wirbelsäule im Bereich des Sacralwirbels bei Fehlen des linken Hinterbeins. Halbschema. Vergr. 40. *rm*, Rückenmark; *ch*, Chorda dorsalis; *r*, Querfortsatz der rechten, *l*, der linken Seite; *i*, Os ilei der rechten Seite.

[1] Da die Operationen der Reihe B^0 sich über mehrere Tage erstreckten, ist eine genauere Angabe der seit der Exstirpation verstrichenen Zeit nicht möglich.

ebenso die Querfortsätze. Da das linke Os ilei fehlt, ist auch der linksseitige Querfortsatz des Sacralwirbels (*l*) nicht stärker und länger entwickelt als an den übrigen Wirbeln, während der rechtsseitige (*r*), der mit dem Darmbein (*i*) der rechten Seite artikuliert, dementsprechend besonders groß hervortritt; er übertrifft den linksseitigen um fast das Doppelte an Länge (Textfigur 9).

Manchmal ist der Größenunterschied noch bedeutender. In keinem der zwölf daraufhin untersuchten Fälle ist irgend etwas von der linken Beckenhälfte vorhanden.

Im übrigen bietet das Achsenskelett nichts besonderes, das von der Norm abwiche, nur daß entsprechend der noch zu behandelnden Asymmetrien der Spinalganglien auch die oberen Bögen im Bereich dieser Ganglien links und rechts asymmetrisch gebildet sind.

Auch auf die Ausgestaltung der Muskulatur ist die Exstirpation der Hinterbeinanlage nicht ohne Einfluß geblieben. Da im Einzelnen die abnormen Verhältnisse für das eigentliche Ziel dieser Untersuchung nebensächlich sind, sei hier nur auf das Wichtigste aufmerksam gemacht.

Naturgemäß fehlen alle eigentlichen Beinmuskeln der linken Seite, die vom Becken und Steißbein zur freien Extremität verlaufen. Nur eine unvollkommen differenzierte Muskelmasse zieht aus der Gegend des Steißbeins neben dem Enddarm ventralwärts bis zur ventralen Mittellinie. An den beiden Enden ist die Differenzierung so unvollkommen, daß der Muskel, wenn man ihn einmal so bezeichnet, allmählich in Bindegewebe überzugehen scheint. An dem ventralen Ende ist dementsprechend eine Insertion überhaupt nicht vorhanden, während in andern als dieser speziellen Beschreibung zugrunde gelegten Fällen dorsal eine Insertion am Steißbein zu erkennen ist. Dann sind auch unzweifelhafte Muskelfasern vorhanden, aber eine Querstreifung ist nicht zu erkennen. Der Lage und dem Verlaufe nach entspricht diese Muskelmasse dem Musculus coccygeo-iliacus, wie auch aus dem Vergleich mit der »normalen« rechten Seite des Beckens hervorgeht. Das Wort »normal« ist dabei aber nur mit einem gewissen Vorbehalt anzuwenden, da der genannte Muskel auch auf der nichtoperierten rechten Seite in Ausbildung und Verlauf von der strengen Norm abweicht.

Ein Muskel, der ferner unser Interesse beansprucht, ist der M. rectus abdominis, der uns schon bei Besprechung der ersten Anlage der Hinterbeine begegnet ist. Er inseriert bekanntlich am distalsten

Teile des Beckens. In der größten Ausdehnung seines Verlaufes, insbesondere seinem vorderen und mittleren Teile, ist sein Verhalten durchaus normal; in seinem hinteren Teile machen sich aber, da die linke Beckenhälfte fehlt, anormale Verhältnisse geltend. Er endet hier nahe der Medianlinie stark genähert dem entsprechenden Muskel der rechten Körperseite in dem Bindegewebe, in das der vorhin besprochene M. coccygeo-iliacus ventral ausläuft. Die histologische Differenzierung ist in dem überwiegenden Teile seiner Länge durchaus vollkommen; nur an seinem hintersten Ende wird sie mehr und mehr undeutlich, so daß er schließlich von dem Bindegewebe nicht mehr zu unterscheiden ist. Er reicht übrigens fast gerade so weit nach hinten wie der M. rectus abdominis der rechten Seite.

Außer diesen Muskeln sind in Mitleidenschaft gezogen die ventralwärts gelegenen Teile der dorsalen Längsmuskulatur, insbesondere des M. longissimus dorsi, die links in ihrem Hinterende schwächer ausgebildet sind als rechts.

Besonders augenfällig — weil er nach vorn sich ein Stück in den Rumpf hinein erstreckt — ist unter anderm auch das vollständige Fehlen des M. iliacus externus auf der linken Körperseite, wie ja überhaupt alle Beinmuskeln ausgefallen sind.

Die Ansatzstelle des fehlenden Hinterbeins wird glatt von der Epidermis überzogen, die nur durch ihre etwas größere Dicke sich von der übrigen Körperhaut unterscheidet. Darunter liegt dann Bindegewebe, das in einigen Fällen etwas dichter erscheint als das sonstige Mesenchym des jungen Frosches. Dieses Mesenchymgewebe, das zahlreiche Blutgefäße enthält, wird durchzogen in dorsoventraler Richtung von den undeutlich differenzierten Fasern des M. coccygeo-iliacus; darauf folgt in der Richtung nach innen der caudalste Teil der Leibeshöhle mit dem Enddarm; jedoch fehlt in der hinteren Erstreckung des Ansatzgebietes natürlich schon die Leibeshöhle.

B. Peripheres und spinales Nervensystem der Lumbalgegend in den Reihen B^0 und C^0.

Wenden wir uns jetzt zur Schilderung des peripheren Nervensystems, bei dem nur das Verhalten der linksseitigen Nerven unser Interesse beansprucht, so sehen wir zwischen dem unvollkommen ausgebildeten linken M. coccygeo-iliacus und der Wandung der Leibeshöhle allmählich einen Nerven auftreten, dessen distales Ende von den Massen des genannten Muskels nicht unterscheidbar ist, aber weiter

cranialwärts sich bald davon absondert und so deutlicher wird. Der Wand der Leibeshöhle immer dicht angeschmiegt, zieht dieser Nerv schräg nach vorn dorsalwärts. Nach kurzem Verlauf teilt er sich in zwei nicht ganz gleich große Hälften, von denen die kleinere jetzt etwas steiler dorsalwärts zieht. Es ist das der VIII. Spinalnerv, und in dem größeren vor ihm dahinziehenden Nervengebilde haben wir es mit dem verschmolzenen IX. und X. Spinalnerven zu tun. Die Lageverhältnisse der Nerven werden durch Fig. 21 veranschaulicht, welche einen Teil eines Querschnittes durch die Lumbalgegend des eingangs dieses Abschnittes beschriebenen Frosches darstellt. Schon aus diesem Bilde kann man erkennen, daß der X. und IX. Spinalnerv sich voneinander zu trennen beginnen; auf dem nächsten weiter nach vorn (cranial) gelegenen Schnitte ist diese Trennung ganz durchgeführt. Der zuerst erwähnte Nerv ist also nichts anderes als ein aus dem linksseitigen Lumbosacral-Plexus hervorgehender Ast, der offenbar die vorhandenen periphersten Teile aller drei Nerven enthält. In der Form des Plexus an sich ist nichts anormales zu finden, zumal ja bekanntlich ziemlich weitgehende Varietäten in dieser Form vorkommen (vgl. z. B. Adolphi 1895 und Braun 1886). Wenn die drei Nerven sich gesondert haben, ziehen sie in durchaus normaler Weise schräg dorsalwärts zu ihren Spinalganglien bzw. zum Rückenmark. In ihrer ganzen Erstrekkung zeigen die Nerven die genau gleiche histologische Beschaffenheit wie die von jedem Eingriff unberührten Lumbosacralnerven der rechten Seite. Bemerkt sei, daß in diesem besonderen Falle die Form des rechtsseitigen Lumbosacralplexus von dem linken in der Weise abweicht, daß, wenn man caudo-cranialwärts vorschreitet, zunächst der X. Spinalnerv sich aus der gemeinsamen Nervenmasse ablöst, dann also der VIII. und IX. noch ein kurzes Stück gemeinsam hinziehen. Doch ist auf diesen Unterschied kaum irgendwelcher Wert zu legen. Die peripheren Nerven der Amputationsseite lassen keinerlei Degenerationserscheinungen erkennen, aber ihr Durchmesser ist wesentlich geringer als der der normalen Nerven, wie Fig. 21 überzeugend zum Ausdruck bringt. Ein Vergleich mit dem Befunde auf dem Operationsstadium ergibt aber ohne weiteres, daß die linksseitigen Lumbosacralnerven seit der Exstirpation der Beinanlage immerhin noch wesentlich an Dicke zugenommen haben. Um die Anschaulichkeit zu fördern, seien hier die schon in der vorläufigen Mitteilung (1910) gemachten Angaben über die Maße der in Betracht kommenden Nerven wiederholt. Gemessen ist der Querdurchmesser der drei Nerven unmittelbar proximal vor dem Eintritt in den Lumbosacralplexus.

	Normal (rechts)	Anormal (links)
VIII.	45,6 μ	22,8 μ
IX.	102,6 μ	28,5 μ
X.	57 μ	22,8 μ

Der IX. Spinalnerv, der ganz in den Lumbosacralplexus aufgeht, ist der relativ am schwächsten ausgebildete.

Deutlicher noch als im peripheren System treten die anormalen Asymmetrien als Folgeerscheinung der frühzeitigen Exstirpation der Beinanlage in den Spinalganglien zutage. Auch in diesen sind irgendwelche Degenerationserscheinungen nicht nachweisbar. Fig. 22 gibt in gleicher Vergrößerung wie 21 einen Querschnitt durch die Gegend des VIII. Spinalganglions, der die Verhältnisse klar zur Anschauung bringt. Die Größen der betreffenden Ganglien seien von demselben Objekte, dem die genannten Maße für die peripheren Nerven entstammen, hier angegeben.

Größte Durchmesser der drei Lumbosacralganglien (VIII., IX. und X.)

		Normal (rechts)	Anormal (links)
X.	(1) in der Ebene des Querschnittes . .	376,2 μ	102,6 μ
	(2) senkrecht zur Ebene des Querschnittes	300 »	165 »
IX.	(1)	364,8 »	171 »
	(2)	300 »	150 »
VIII.	(1)	273 »	218 »
	(2)	165 »	60 »

Der Größenunterschied der Spinalganglien ist auf eine doppelte Ursache zurückzuführen: die Zellen der linksseitigen Ganglien sind kleiner und weniger zahlreich als die der rechtsseitigen. Umfassende genaue Zählungen wurden zur Feststellung der letzteren Tatsache nicht vorgenommen, da die geringere Zellenzahl in den linken Ganglien auf den Schnitten offenkundig und für den angestrebten Zweck der vorliegenden Untersuchung die genauen Zahlenverhältnisse ohne Bedeutung erscheinen. Es genügt hier lediglich festzustellen, daß die entsprechenden Spinalganglien auf den Ausfall des zugehörigen peripheren Organs mit einer Formreaktion geantwortet haben, die in einer Minderung der morphologischen Ausbildung besteht.

Sowohl die dorsale wie ventrale Wurzel der drei Lumbosacralganglien ist links wesentlich schwächer als rechts und dementsprechend ist auch der Querschnitt des Lendenmarks stark asymmetrisch. Die

linke Hälfte des Rückenmarksquerschnitts ist bedeutend kleiner als die rechte. Mit andern Worten: eine Lendenanschwellung des Rückenmarks ist nur auf der rechten, mit einem normalen Beine in Beziehung stehenden Seite vorhanden. Die Asymmetrie der Rückenmarkshälften wird verursacht durch das Fehlen bzw. durch die mangelhafte Ausbildung der großen motorischen Ganglienzellen (Fig. 22 *mz*) und durch den linksseitigen Ausfall von aufsteigenden mit den Wurzeln eintretenden Bahnen. In der Fig. 23 ist namentlich der Ausfall solcher Bahnen in den Dorsalsträngen (*d*) augenfällig. Es ist hier zu bemerken, daß die Differenzierung des Rückenmarks noch nicht ganz vollendet ist, wenn auch schon sehr große Übereinstimmung mit dem endgültigen Zustande vorhanden ist. Die Bestimmung der ausgefallenen Teile wird dadurch im einzelnen erschwert. Es genügt allerdings zunächst eine allgemeine Darstellung des Befundes. Die in Frage kommenden Ganglienzellen des linken Vorderhornes fehlen wahrscheinlich wenigstens nicht alle, so daß die auf dem Querschnitte charakteristische Form der grauen Substanz im großen und ganzen gewahrt ist (vgl. Fig. 22 u. 23); sie besitzen aber nicht die Größe und die so bezeichnende Form der normalen Zellen. Während diese, die auf der rechten Seite des Rückenmarks im Querschnittsbilde außer dem großen runden Kern auch den mehr oder minder spindelförmigen Zellleib, der öfters Ansätze der Ausläufer aufweist, erkennen lassen, sind auf der Amputationsseite (links) die Zellen klein und rundlich; es ist im allgemeinen nur der Kern wahrzunehmen, der kleiner ist als in den entsprechenden Zellen der Gegenseite; die Zellen heben sich infolgedessen nicht zwischen den übrigen in charakteristischer Weise heraus, sie gleichen sehr den Zellen der Hinterhörner, die ja normalerweise nur klein sind, so daß die linke Hälfte der grauen Substanz sehr gleichartig erscheint. Damit soll allerdings nicht gesagt werden, daß in der linken Hälfte des Marks nicht doch an einigen Stellen charakteristische Ganglienzellen der großen Form auftreten. Aber es sind nur einzelne, auf deren genaue Lokalisation es hier nicht ankommt, da es sich zunächst lediglich darum handelt, überhaupt eine Minderung in der Formbildung und deren Ort im allgemeinen festzulegen. Deshalb ist es auch nicht notwendig auf den Verbleib der mit den Wurzeln eintretenden Bahnen im einzelnen einzugehen. Da die peripheren Nerven auf dem Untersuchungsstadium ebenso wie die Wurzeln und die aus ihnen stammenden Rückenmarksbahnen bereits markhaltig sind, zeigen nach Weigert gefärbte Schnitte sehr gut die Differenz zwischen rechter und linker Seite (Fig. 23). In der bekannten Weise werden die aus den mehr caudal liegenden Hinter-

wurzeln stammenden Fasern von den weiter cranial eintretenden Wurzeln nach der Mitte gedrängt und verlieren sich in der Reihenfolge der Schnitte allmählich, so daß die im vorderen Teile des Rückenmarks nur noch am dorsalen Rande des Querschnitts sichtbaren markhaltigen Fasern aus den vor den Lumbalganglien liegenden Wurzeln stammen. Die aus den Lumbalganglien kommenden Fasern haben vorher im Rückenmark ihre Endstation erreicht. Auch mit den centralen Teilen der motorischen Wurzeln ist das der Fall. Da diese bis zu ihrem Endziele nicht so weit im Rückenmark aufsteigen wie die receptorischen Bahnen, sondern meist schon nach sehr kurzem Verlauf ihre Ganglienzelle erreichen, tritt ihr Ausfall in den vorderen Teilen des Lendenmarks nicht mehr sehr deutlich hervor, doch ist er kurz nach dem Wurzeleintritt sehr wohl zu erkennen (Fig. 23).

Die Hinterhörner der grauen Substanz sind ebenfalls asymmetrisch; das linksseitige ist deutlich kleiner, doch fällt die Differenz nicht so stark auf wie in den Vorderhörnern, da alle Zellen des receptorischen Abschnittes ziemlich gleich klein sind.

Verfolgt man die Querschnittserien weiter cranial, so verliert sich mehr und mehr die Asymmetrie des Rückenmarks, um schließlich einem symmetrischen Bilde Platz zu machen; im Halsmark ist auch in den markhaltigen Dorsalsträngen keine Asymmetrie zwischen rechts und links mehr zu bemerken.

Das geschilderte Verhalten des peripheren und spinalen Nervensystems findet sich ohne wesentliche Abweichungen in fast allen zur Untersuchung gekommenen Fällen (im ganzen 16). Doch in zwei Individuen liegt eine eigenartige Abweichung vor, die wohl ein etwas näheres Eingehen verdient.

Das eine Mal handelt es sich um ein Tier der Reihe C^0, das schon in der vorläufigen Mitteilung (1910) erwähnt wurde (C^0_6 vom 30. 7. 09 des Protokolls). Es ist ein Frosch mit halbreduziertem Ruderschwanz, dessen beide linksseitigen Beine ohne besondere Komplikationen fehlen; die beiden rechten Beine sind durchaus normal und wurden im Leben ohne Abweichung von der Norm gebraucht. Nach der Operation des Hinterbeins lebte das Tier mindestens noch 71 Tage. Eine Asymmetrie des Lendenmarks ist auch in diesem Falle vorhanden. Allerdings ist sie nicht so bedeutend wie in dem beschriebenen Falle und wie überhaupt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (14 von 16), sondern nur gering. Herbeigeführt wird diese Asymmetrie nicht durch das Fehlen oder die mangelhafte Ausbildung der motorischen Vorderhorn-

zellen, diese sind vielmehr auf der Amputationsseite offenbar in normaler Ausbildung vorhanden, sondern nur oder doch in erster Linie durch die auf der Amputationsseite geringere Zahl der mit den hinteren Wurzeln eintretenden Fasern, wie namentlich durch WEIGERTsche Färbung ersichtlich wird. Die Spinalganglien der linken Seite sind wesentlich kleiner als die der rechten, insbesondere beim IX. Ganglion ist der Unterschied auffallend, der jedoch nicht so bedeutend ist wie in den oben erwähnten Fällen. Die drei linksseitigen Lumbalnerven sind etwas schwächer als die rechtsseitigen, in ihrem Aussehen durchaus wie diese und markhaltig. Sie bilden zunächst einen normalen Plexus; aus diesem geht ein einheitlicher Nervenstamm hervor, der aber nun nicht wie in dem oben geschilderten gewöhnlichen Verhalten in Beziehung tritt zum muskulösen Gewebe der Amputationsseite, sondern in einem nach hinten (caudalwärts) gerichteten Bogen über den Enddarm hinwegzieht und sich mit dem Lumbalplexus der rechten normalen Seite vereinigt. Die Verschmelzung geschieht unmittelbar proximal von der Stelle, an der sich aus dem einheitlichen Stamm des rechtsseitigen Plexus der Nervus ischiadicus und der Nervus cruralis abzweigen. Die Vereinigung ist eine so innige, daß im weiteren Verlaufe des rechten Nerven linksseitige und rechtsseitige Bestandteile nicht mehr zu unterscheiden sind. Der quere Verbindungsstrang ist markhaltig und von einem normalen Nerven nicht zu unterscheiden. Die Fig. 24 und 25 bringen ihn zur Darstellung. Da er einen cranialwärts offenen Bogen bildet, ist er auf dem Schnitt der Fig. 24 zweimal getroffen, während der Schnitt Fig. 25 etwas weiter caudal liegt und daher den Zusammenhang des rechten und linken Schenkels zeigt.

Trotz dieser eigentümlichen Erscheinung in der Ausgestaltung des peripheren Systems zeigte, wie gesagt, der Frosch im Leben kein auffälliges von der Norm abweichendes Verhalten.

Ein zweiter ganz ähnlicher Fall wurde bei einem Individuum der Reihe B^0 beobachtet. Es ist ein Frosch (B^0_{12} vom 12. 8. 09), dem das linke Hinterbein völlig fehlte; er wurde nach Abschluß der Metamorphose noch über 2 Wochen am Leben erhalten, bis er aus unbekannter Ursache einging. Das im übrigen normal erscheinende rechte Hinterbein weist in seinen distalen Teilen Doppelung auf. Auch bei diesem Tier ist der linke Lumbosacralplexus in ganz ähnlicher Weise, wie oben schon beschrieben, mit dem rechten Plexus in Verbindung getreten. Rückenmark und Spinalganglien verhalten sich ganz ähnlich wie in dem beschriebenen Falle.

C. Zustand des Gehirns gegen Ende und nach Abschluß der Metamorphose bei der Reihe B^0.

Außer den geschilderten Abnormitäten im peripheren und spinalen Nervensystem traten nun auch anormale Formbildungen des Gehirns auf, die im folgenden beschrieben werden sollen. Es sind dabei nur diejenigen Fälle berücksichtigt, in denen ohne Zweifel dem Fehlen des linken Hinterbeins ganz bestimmte Formmängel des Gehirns parallel gehen; solche, in denen das nicht mit unzweideutiger Sicherheit festgestellt werden konnte, sind für die Betrachtung von vornherein ausgeschieden und den Fällen beigezählt worden, die neben dem peripheren Ausfall im nervösen Centrum keine Besonderheiten boten. Damit ist schon gesagt, daß nicht stets, wie im peripheren und spinalen System, mit dem Beinmangel nun auch ein Formmangel im Gehirn verbunden ist.

Fall I. B^0_{12} Nr. 3 vom 15. 7. 09 des Protokolls.

Das Tier lebte nach der ersten Operation mindestens noch 57 Tage; es ist ein vollständig fertiger Frosch mit gänzlichem Mangel des linken Hinterbeins. Er wurde 8 Tage vor der Konservierung aus dem Wasser herausgenommen und im Trockenzwinger gehalten, hüpfte mit Hilfe der drei normalen Beine ganz geschickt, anfangs allerdings mit Neigung zum Umkippen, die sich später mehr und mehr verlor, ebenso wie beim Schwimmen. Im Wasser auf den Rücken gedreht wurde es ihm schwer, sich in die normale Lage zurückzudrehen; im übrigen von einem mit dem früher geschilderten Habitus (Fig. 9) sehr übereinstimmenden Äußern. Körperlänge 10,5 mm; Länge des rechten Hinterbeins 13 mm. Untersuchung an Querschnitten. Das periphere und spinale Nervensystem zeigt die typische oben beschriebene Abweichung von der Norm.

Medulla oblongata und Cerebellum verhalten sich, soweit erkennbar, durchaus normal; jedenfalls sind beide Hirnteile symmetrisch gebaut. In der Oblongata finden sich bereits markhaltige Bahnen.

Im Mittelhirn aber finden wir eine sehr bemerkenswerte Asymmetrie. In der ganzen Längenausdehnung ist das Dach des linken Lobus opticus flacher als das rechte, und der Vergleich mit der rechten Seite ergibt deutlich, daß links Fasermassen und Ganglienzellen des dorsal-medianen Teils des Mittelhirndaches ausgefallen sind bzw. irgendwie eine Minderung der Ausbildung erfahren haben. Die Fig. 26 gibt besser als eine Beschreibung darüber Auskunft, weche Gebiete besonders von der Minderung betroffen sind. Von Degeneration ist

nichts zu bemerken. Die Anordnung der Zellen und Faserschichten im linken Lobus opticus ist allgemein die gleiche wie im rechten, nur im Medianteile ist diese Übereinstimmung nicht vorhanden, da links offenbar Zellen wie Fasern fehlen.

Das Zwischenhirn erscheint auf seinen Querschnittbildern normal und die Hemisphären des Vorderhirns stimmen in der Größe vollkommen überein, zeigen auch im übrigen keine Abweichungen von der normalen Ausbildung.

Fall II. B^0_{12} Nr. 1 vom 20. 7. 09 des Züchtungsprotokolls.

Frosch nach Beendigung der Metamorphose; hatte eine Woche vor der Konservierung das Wasser verlassen. Seit der ersten Operation bis zur Konservierung sind mindestens 62 Tage verflossen. Linke Hinterextremität fehlt glatt; die andern Beine kräftig und normal entwickelt; Verhalten im Leben und äußere Erscheinung wie in typischen Fällen; Körperlänge 12 mm. Der Befund gleicht sehr dem des vorstehenden Falles.

Peripheres und spinales Nervensystem zeigen die typischen Veränderungen. Oblongata und Cerebellum weichen in erkennbarem Grade nicht von der Norm ab.

Das Mittelhirn ist in seinem Dachteile asymmetrisch gebaut, indem der medianwärts gelegene Teil des linken Lobus opticus eine Minderung in der Ausbildung erfahren hat in ganz übereinstimmender Weise mit dem schon erwähnten Falle. Allerdings ist in den hinteren Teilen des Mittelhirns die Differenz nicht allzu auffallend, aber immerhin deutlich; in den vordersten Teilen ist sie größer (Fig. 29). Auf den Querschnitten kommt sehr gut zum Ausdruck, welcher Teil des Mittelhirndaches der linken Seite unvollkommen ausgebildet ist. Auf dem in Fig. 29 abgebildeten Schnitte tritt noch eine weitere Differenz zwischen links und rechts hervor, die auf dem Schnitt der Fig. 28 besonders gut in die Erscheinung tritt, nämlich der Unterschied in der Zahl und Anordnung der neben dem dorsalen Teile des Ventrikels central gelegenen Ganglienzellen. Während auf der rechten Seite diese Ganglienzellmasse sich dorsalwärts vorbuchtet, sogar noch ein klein wenig über die vertikale Ausdehnung des Ventrikelspaltes hinaus, ist sie links längst nicht so weit ausgedehnt, sondern ihre dorsalseitige Begrenzung bildet eine schräg nach unten und außen abfallende Linie. Es ist hier also der Ausfall des dorsalsten Teiles dieser centralen Ganglienmasse festzustellen. Dieser Ausfall erstreckt sich von den vordersten Teilen des Mittelhirns bis dahin, wo der Ventrikel durch Aussenden

seiner lateralen Teile in die Lobi optici T-förmige Gestalt annimmt. Im übrigen gleicht die Beschaffenheit des Mittelhirns dem bereits beschriebenen.

Über das Zwischenhirn ist nichts besonderes zu sagen.

Wenn man die beiden Hemisphären des Vorderhirns miteinander vergleicht, so gerät man sehr in Zweifel, ob beide in sagittaler Richtung gleichen Durchmesser haben. Man schätzt diesen bei der linken etwas kleiner, und in der Tat ergeben genaue Messungen einen zwar nur geringen aber immerhin beachtenswerten Unterschied. In dem mittleren Teile der Längenausdehnung hat z. B. die rechte Hemisphäre einen Sagittaldurchmesser von 996 μ, die linke einen solchen von 955 μ. Ist dieser Unterschied auch nicht so groß, daß man wagen würde, darauf weitgehende Schlüsse aufzubauen, so ist er im Hinblick auf die noch zu erwähnenden Fälle sehr bemerkenswert.

Fall III. B^0_{11} Nr. 3 vom 2. 7. 09.

Das Tier lebte nach der ersten Operation mindestens noch 44 Tage; es stand am Ende der Metamorphose. Körperlänge ganz 18 mm, ohne Schwanzrest 12 mm. Das linke Hinterbein fehlt ohne Komplikationen. Das 16 mm lange kräftige rechte Hinterbein wurde im Leben sowohl zum Schwimmen als auch zum Hüpfen gebraucht. Beim Schwimmen zeigte sich aus Gründen des mechanischen Antriebs die Neigung nach links hin umzukippen oder gar beim schnellen Vorwärtsschwimmen mit der linken Seite voran um die Längsachse zu rotieren. Am Tag der Konservierung suchte das Tier das Wasser zu verlassen.

Die Untersuchung erfolgte an Querschnitten durch das ganze Tier.

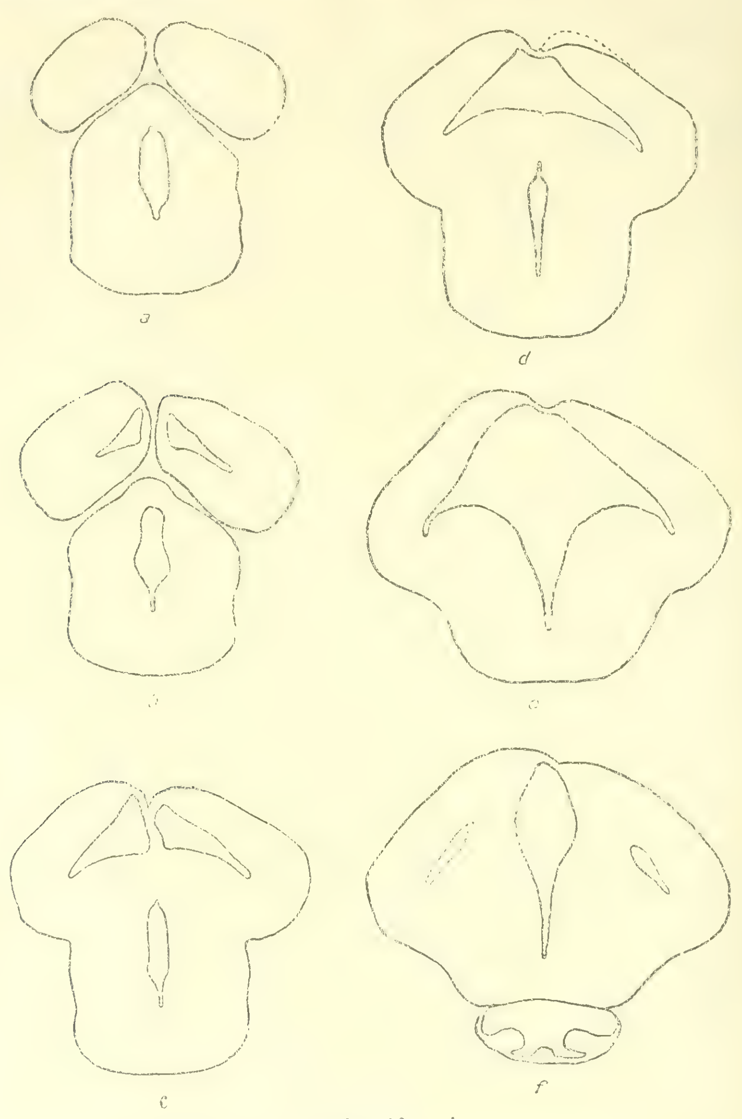
Peripheres und spinales Nervensystem zeigen die geschilderten charakteristischen Asymmetrien. Auch über Muskulatur, Skelet usw. braucht hier nichts hinzugefügt zu werden. Das Halsmark zeigt einen, soweit erkennbar, vollständig normalen und symmetrischen Querschnitt.

An der Medulla oblongata findet sich weder eine Asymmetrie noch sonst etwas Auffälliges oder nachweisbar von der Norm Abweichendes.

Ebenso ist es mit dem Kleinhirn, das auf dem Operationsstadium noch aus einer paarigen Anlage bestand, um das Ende der Metamorphose aber im großen und ganzen seine endgültige Gestalt erlangt hat.

Im Mittelhirn treten nun wieder in den Lobi optici eigentümliche Verhältnisse in die Erscheinung. Die Lobi optici sind asymmetrisch,

und zwar ist diese anormale Asymmetrie zurückzuführen auf das Verhalten des linksseitigen Lobus opticus (Textfig. 10 *a*—*h*).



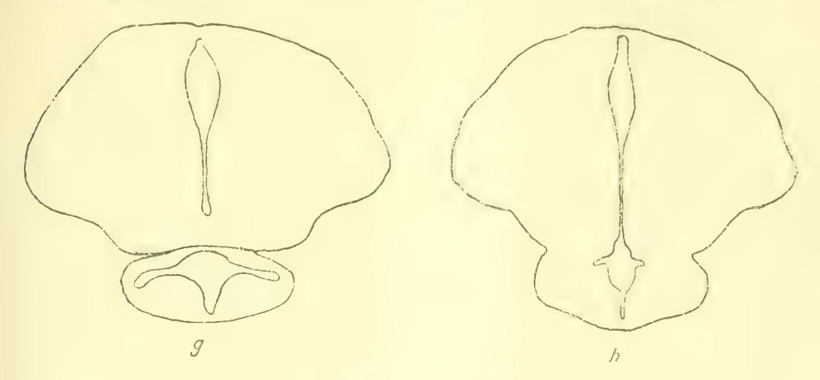
Textfig. 10 *a*—*f*.

Teil der Querschnittserie durch das Mittelhirn im Fall 3 der Reihe B⁰. Vergr. 31.

Durchmustert man die Querschnittserie, so bemerkt man, daß der linke Lobus opticus in der Nähe der sagittalen Medianebene nicht so hoch dorsalwärts ausgedehnt ist als der rechte. In der Nähe der

Mittellinie ist daher der linke Lobus platter als der rechte und diese Abplattung, die besonders in den mittleren Schnitten der Serie zur Anschauung kommt, erstreckt sich in der Längsachse über das ganze Mittelhirndach, allerdings ist sie in dem vordersten und ebenso in dem hintersten Teile des Mittelhirndaches nicht sehr stark ausgeprägt. Die Schichtung des Mittelhirndaches ist sowohl rechts als links eine durchaus normale; jedenfalls liegen etwaige Abweichungen unterhalb der Feststellungsmöglichkeit. Irgendwelche Degenerationsmerkmale sind nicht zu verzeichnen.

Die Asymmetrie am medianen Teile des Mittelhirndaches ist offenbar darauf zurückzuführen, daß gewisse Teile, seien es nun Fasern oder Ganglienzellen oder beides, ausgefallen bzw. ungenügend ent-



Textfig. 10 *g* und *h*.

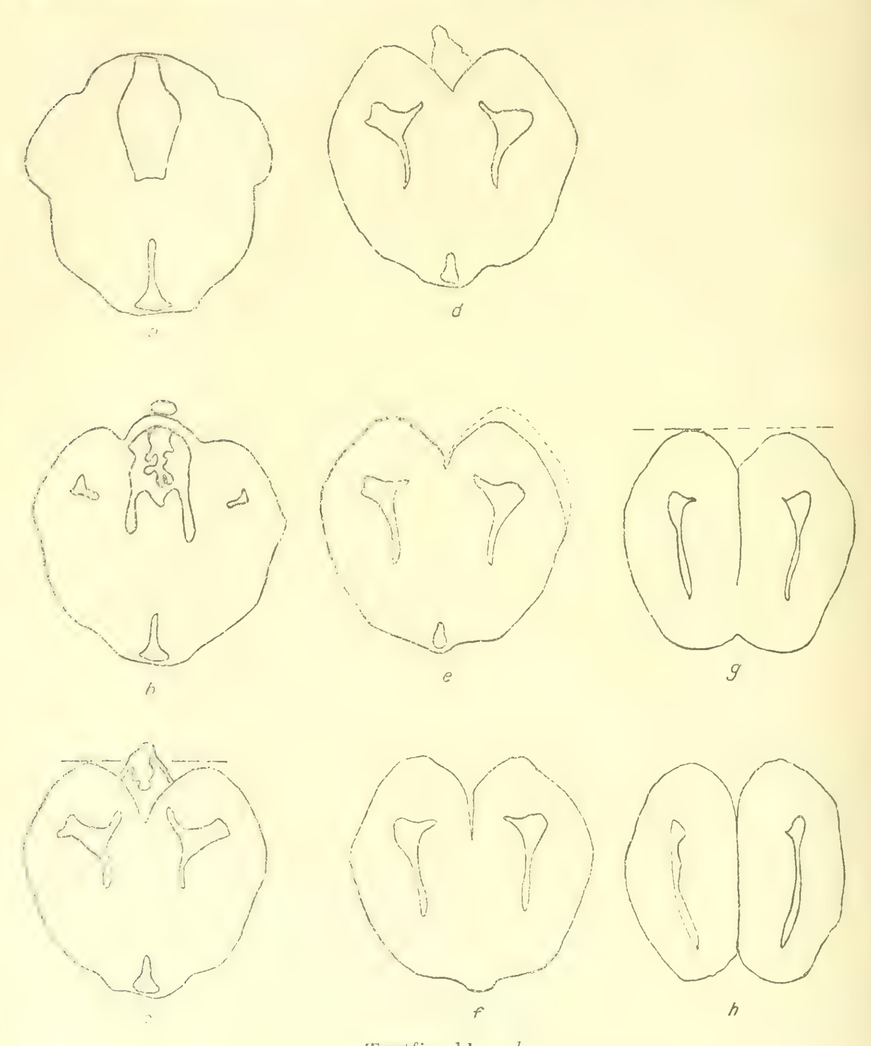
Teil der Querschnittserie durch das Mittelhirn im Fall 3 der Reihe B⁰. Vergr. 31.

wickelt sind. Namentlich Textfig. 10 *d—f* zeigt dies deutlich, wenn man die Konturen symmetrisch ergänzt, wie das in Fig. 10 *d* durch die punktierte Linie angedeutet ist. Der basale Teil des Mittelhirns (Hirnschenkel) weist im vorliegenden Falle keine auffälligen Erscheinungen auf; ebenso ist das Zwischenhirn anscheinend durchaus normal gestaltet.

Anders die Hemisphären des Vorderhirns. Die Querschnittserie (vgl. Textfig. 11 *a—h*) ergibt die überraschende Tatsache, daß die linke Hemisphäre unverkennbar kleiner ist als die rechte.

In der Längsachse sind beide Hemisphären gleich weit ausgedehnt, ebenso lassen sich in der Transversalachse keine wechselseitigen Abweichungen mit Sicherheit festlegen. Unzweifelhaft ist aber der sagittale Durchmesser der linken Hemisphäre kürzer als der der rechten (Fig. 27). Im vordersten Teile des Vorderhirns ist diese Differenz kaum oder garnicht zu erkennen; sie nimmt nach dem Zwischenhirn hin allmählich

zu und ist fast bis an das Hinterende der hinteren Polkappen der Hemisphären zu verfolgen. Eine abnorme Verteilung von bestimmten Fasermassen oder Ganglienzellen oder der Ausfall oder die Minderung bestimmter Schichten der Vorderhirnwand ist nicht zu ermitteln.



Textfig. 11 *a—h*.
Teil der Querschnittserie durch das Vorderhirn im Fall III der Reihe B⁰. Vergr. 31.

Als außerordentlich bemerkenswerte Tatsache ergibt also der vorliegende Fall, daß das Fehlen des linken Hinterbeins infolge embryonaler Exstirpation kombiniert ist mit einer anormalen Formbildung nicht

nur des peripheren und spinalen Nervensystems, sondern auch des Mittel- und Vorderhirns.

Fall IV. B^0_{11} Nr. 2 vom 2. 7. 09.

Der Ruderschwanz ist stark reduziert; seit der Operation war das Tier mindestens noch 44 Tage am Leben; zeigte bei der Konservierung bereits das Streben, das Wasser zu verlassen; linkes Hinterbein fehlt; die äußere Form zeigt keine Abweichung vom Typus B^0 (vgl. Fig. 9). Körperlänge ganz 18 mm, ohne Schwanzrest 12 mm; Länge des rechten Hinterbeins 17 mm. Untersuchung an Querschnitten.

Skelet und Muskulatur in der Beckengegend bieten das in einem der oberen Abschnitte charakterisierte Bild; ebenso zeigen spinales und peripheres Nervensystem das zur Genüge geschilderte asymmetrische Verhalten.

Medulla oblongata und Cerebellum sind symmetrisch gebaut und weichen in wahrnehmbarer Weise nicht von der normalen Ausgestaltung dieses Entwicklungsstadiums ab.

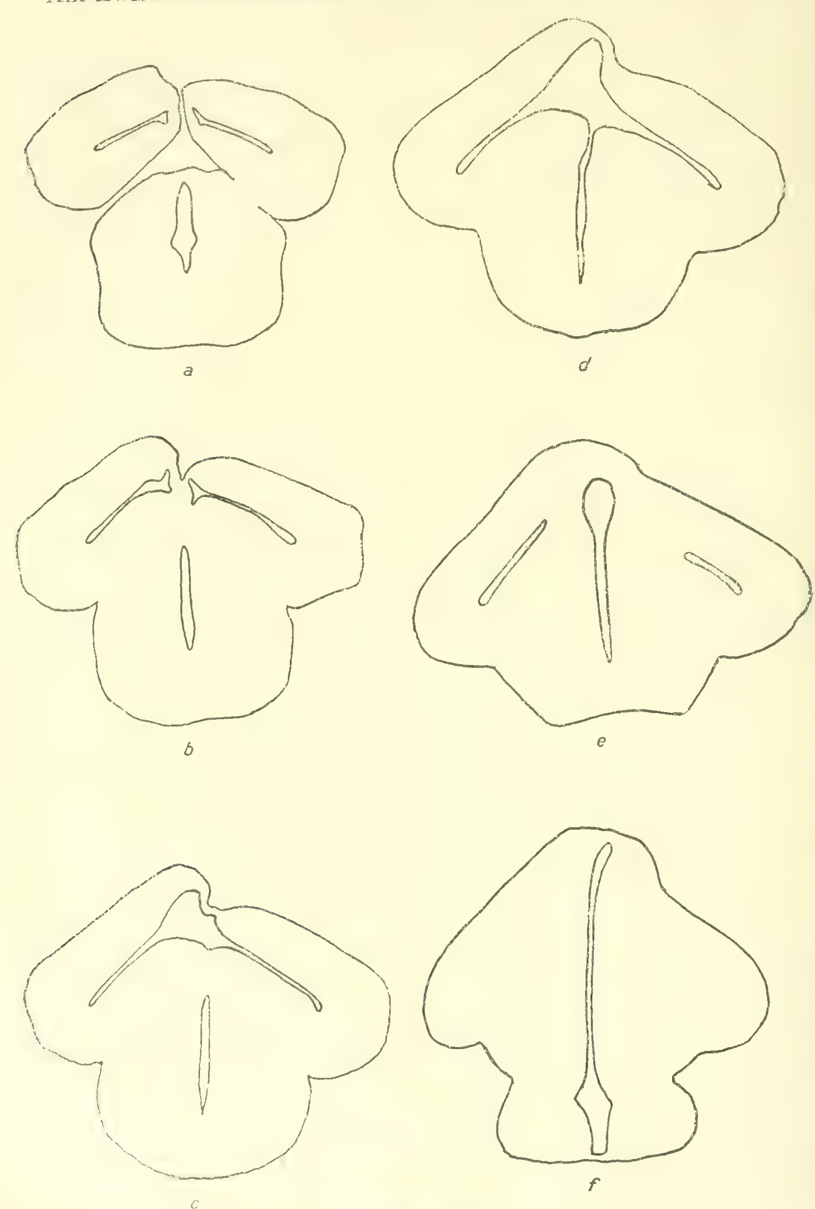
Wieder ist es zunächst das Mittelhirn, das durch seinen asymmetrischen Bau auffällt. Die Abweichungen von der Norm stimmen mit den bereits erwähnten Fällen im großen und ganzen durchaus überein, sind aber in keinem jener Fälle so scharf und deutlich ausgeprägt wie hier (Textfig. 12 *a*—*f*; Fig. 30).

Die photographische Abbildung der Tafel gibt eine bessere Vorstellung von der Art und dem Grade der Asymmetrie als eine lange Beschreibung. Der medianwärts gewandte Teil des linken Lobus opticus ist unvollkommen entwickelt; insbesondere fehlen dort offenbar die neben der Medianlinie liegenden Teile der äußeren Faserschichten, aber auch der inneren Zellschichten. Das hatten wir ja schon in den früheren Fällen gesehen. Aber nicht nur das: auch der basale Teil des Mittelhirns ist asymmetrisch gebaut, die linke Hälfte ist kleiner als die rechte. Der in den Ventrikelraum des Mittelhirns hineinragende Wulst (*cs*), das Corpus quadrigeminum posterius sinistrum (vgl. ECKER-WIEDERSHEIM), ist in dorsoventralem Sinne sehr deutlich niedriger als der rechte. Durch das Fehlen bzw. durch die Minderung genau welcher Bahnen und Zellgruppen diese für unsre Darstellung neue Asymmetrie hervorgerufen wird, läßt sich an den vorliegenden Präparaten mit einiger Sicherheit nicht entscheiden; wir begnügen uns mit der eben gemachten Feststellung.

Die bei Fall II erwähnte und in Fig. 28 abgebildete asymmetrische

Ausbildung der neben dem vorderen Teile des Ventrikels gelegenen Massen von Ganglienzellen ist hier ebenfalls deutlich vorhanden.

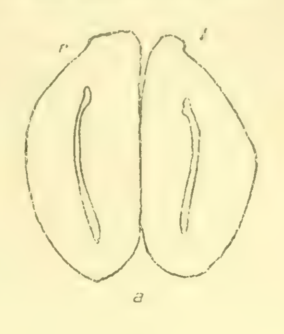
Am Zwischenhirn habe ich nichts auffallendes bemerkt.

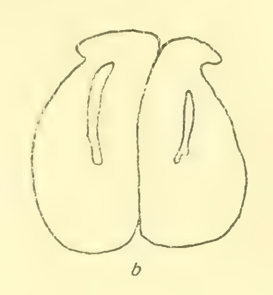


Textfig. 12 *a—f*.

Teil der Querschnittserie durch das Mittelhirn im Fall 4 der Reihe B⁰. Vergr. 31.

Um so deutlicher aber springt die Asymmetrie der Hemisphären des Vorderhirns in die Augen. Sie ist in keinem Falle so scharf vorhanden wie hier (Fig. 31 u. 32). Die Differenz macht sich besonders in sagittaler Richtung bemerkbar. Der Ausfall ganz bestimmter Zellgruppen und Bahnen läßt sich nicht festlegen, insbesondere deshalb nicht, weil noch keine Markscheiden entwickelt sind. Für die Größe des Unterschieds sei nur ein Beispiel angeführt. Der sagittale Durchmesser beträgt in der mittleren Länge der Hemisphären auf dem Querschnitt rechts 984 μ, dagegen links nur 936 μ. Ebenso wie in den oben erwähnten Befunden ist ein wesentlicher Unterschied in der Längenerstreckung der Vorderhirnhemisphären nicht festzustellen. Die linke ist in dorsoventralem Sinne bedeutend niedriger; es fehlen also jedenfalls Bestandteile des dorsalen Teils dieser Hemisphären; die dem Ventrikel angrenzenden Schichten der Wandung sind rechts und links, so weit festgestellt werden kann, gleichartig ausgestaltet. Der Ausfall kommt daher auf Rechnung des äußerlicher gelegenen dorsalsten Teils des Querschnitts. Die Differenz zwischen den beiden Hemisphären beginnt gleich am hinteren Pol und erstreckt sich nach vorn bis zum Vorderende des Ventrikels, wobei die Asymmetrie nach vorn noch mehr und mehr zunimmt. Zugleich bleibt es nicht bei einer einfachen Größendifferenz. Ungefähr von der Längenmitte der Hemisphären an erscheint der dorsallaterale Teil der Wandung nicht ganz bis zu einer senkrecht über dem Ventrikelspalt gedachten Linie anormal verdünnt, und zwar sowohl rechts wie links (Fig. 32 bei ×, × ×); da aber unmittelbar senkrecht über dem Ventrikel und dorsalmedial größere Wanddicke bestehen bleibt, bietet der Querschnitt ein eigentümliches Bild: jede Hemisphäre besitzt am dorsalen Umfange einen merkwürdigen etwas lateral ausgebuchteten Zipfel, der als der Querschnitt eines dorsal in der Längsrichtung verlaufenden Wulstes sich darstellt, oder, was den tatsächlichen Verhältnissen







Textfig. 13 *a—c*.
Drei Querschnitte durch das Vorderhirn von Fall IV Reihe B⁰. Vergr. 31. *l*, linke, *r*, rechte Hemisphäre.

richtiger entspricht, jede Hemisphäre weist lateral-dorsal in ihrer vorderen Hälfte eine Längsrinne auf, die durch Ausfall dorsal-lateraler Teile der Hemisphärenwand erzeugt ist. Dabei ist die linke Hemisphäre stärker in Mitleidenschaft gezogen als die rechte; sie ist außerdem wie im hinteren Teile im ganzen kleiner. Die genannte Rinne läuft bis ganz zum vorderen Ende des Telencephalon, und die Verdünnung der Wandung nimmt nach vorn noch zu (Textfig. 13 *a*—*c*).

Zum Überfluß sei noch einmal hervorgehoben, daß degenerative Erscheinungen sich nirgends bemerkbar machen[1].

D. Skelet, Muskulatur, peripheres und spinales Nervensystem der Reihen C^0, D^0 und E^0.

Hinsichtlich des Verhaltens des peripheren und spinalen Nervensystems im Bereiche der Vorderbeine stimmen die Reihen C^0, D^0 und E^0 naturgemäß so weitgehend überein, daß sie gemeinsam abgehandelt werden können, zumal die Tiere der Reihe E^0 aus dem Bestande der Reihe D^0 herausgenommen und ihnen nachträglich das rechte Hinterbein exstirpiert wurde.

Der Beschreibung seien zugrunde gelegt die Verhältnisse, wie sie bei einem Frosch am Ende der Metamorphose gefunden wurden (D^0_4 Nr. 2 vom 12. 8. 09). Die Reduktion des Schwanzes ist bei diesem Exemplar fast ganz beendet. Die Körperlänge beträgt ganz 18,5 mm, bis zum After 11 mm. Das linke Vorderbein fehlt, als ob es nie dagewesen sei. Die Körperhaut überzieht glatt seine Ansatzgegend; die andern drei Beine sind normal und kräftig entwickelt.

Zunächst interessiert uns das Verhalten des Skelets. Es ist nun im Gegensatz zu den Tieren mit fehlendem Hinterbein, die nur eine Beckenhälfte besitzen, festzustellen, daß auch der linksseitige Teil des Schultergürtels angelegt ist (Fig. 33 *sc′*). Die medianen Bestandteile der rechten Hälfte des Schultergürtels (Clavicula, Coracoideum, *c*) sind etwas nach links über die ventrale Medianlinie hinübergedrängt, ein Verhalten, das in der mechanischen Beanspruchung der rechten Gürtelhälfte durch das allein vorhandene rechte Vorderbein seine Erklärung findet. Mit der linken Gürtelhälfte steht dieser Teil in keiner skeletalen Verbindung. Wir finden links lediglich eine einfache, plattenförmige Knorpelspange (*sc′*), die der Form und Lage nach der

[1] Am Schlusse dieses Abschnittes mag noch die Bemerkung Platz finden, daß das Gehirn des Frosches B^0_{12} vom 12. 8. 09 (siehe oben S. 242), bei dem der linke Lumbosacralplexus mit dem rechten in Verbindung getreten ist, nichts von der Norm abweichendes erkennen läßt.

Scapula + Suprascapula entspricht. Sie ist schwächer als normal ausgebildet. Von einer Clavicula und einem Coracoideum ist links nichts vorhanden, es sei denn, daß letzteres in dem ventral-median gerichteten Ende jener Knorpelspange mitenthalten sei, was aber nur vermutungsweise angenommen werden könnte. Das Schulterblatt ist anormal ventralwärts gerückt und dementsprechend auch der Querfortsatz (*prtr*) des vierten Wirbels mehr ventralwärts gebogen. Im übrigen treten an der Wirbelsäule keine Anomalien auf. Das Coracoid der rechten Seite und die eben erwähnte linksseitige Knorpelspange stoßen median nicht zusammen, sind aber durch Bindegewebszüge miteinander verbunden.

Von den Muskeln fehlen links im Bereiche des Schultergürtels alle eigentlichen Beinmuskeln, d. h. die Muskeln, welche vom Schultergürtel zur freien Extremität ziehen. Besonders fällt auf der vollständige Ausfall des M. dorsalis scapulae (*mdsc*). In der Nähe der Ansatzgegend des linken Beines liegen allerdings in dem Bindegewebe einige wenige Züge von Muskelgewebe, die aber mit bestimmten Muskeln des normalen Zustandes mit Sicherheit kaum zu identifizieren sind. Im übrigen liegt es außerhalb des Rahmens der vorliegenden Untersuchung, auf die einzelnen Bein- und Schultermuskeln und ihren Verbleib auf der Amputationsseite näher einzugehen, da für die später anzustellende allgemeine Betrachtung die Tatsache des Ausfalls von Muskeln überhaupt genügt.

Über das Verhalten des peripheren und spinalen Nervensystems ist nichts wesentlich Neues zu sagen; es schließt sich grundsätzlich genommen aufs engste an die beim Fehlen eines Hinterbeines beschriebenen Zustände an.

Der Brachialplexus wird bekanntlich gebildet vom II., III. und IV. Spinalnerven; den Hauptanteil liefert der dritte, der von allen peripheren Nerven des Frosches der stärkste ist. Der II. und IV. Spinalnerv senden nahe ihrem Ganglion je einen Verbindungsast zum III. Spinalnerven, auf diese Weise einen Plexus bildend.

Vor allem fällt nun auf die schwache Ausbildung des III. Spinalnerven und seines Ganglions auf der Amputationsseite (Fig. 33 *spg III*). Da peripher von der linksseitigen unvollkommenen Hälfte des Schultergürtels keine Muskeln liegen oder doch nur einige wenige Andeutungen solcher, läßt sich hier der III. Spinalnerv nur bis in die einwärts vom genannten Skeletstück gelegenen Muskeln verfolgen. Er ist wesentlich schwächer als der rechte, ebenso wie sein Ganglion gegenüber dem

rechtsseitigen an Größe außerordentlich zurücksteht, was die nachstehenden Maße näher erläutern mögen.

Durchmesser des III. Spinalnerven in der Nähe des Ganglion.

rechts (normal)	links (anormal)
144,83 μ	72,415 μ

Größter Durchmesser des Spinalganglion III.

	rechts (normal)	links (anormal)
in der Ebene des Querschnitts	403,455 μ	206,9 μ
senkrecht zur Ebene des Querschnitts	260 μ	170 μ.

Über die Form des Brachialplexus der linken Seite ist nichts besonderes zu sagen. Wie der III., so sind auch der II. und IV. Spinalnerv mit ihren Ganglien in Mitleidenschaft gezogen, doch ist der Größenunterschied zwischen rechts und links nicht so bedeutend wie beim III. Spinalnerv.

Das Rückenmark bietet im Bereich der Vorderbeinkerne das zu erwartende Bild, das grundsätzlich mit dem bei Fehlen eines Hinterbeins beobachteten übereinstimmt: Die linke Rückenmarkshälfte ist im ganzen kleiner als die rechte. Diese Ungleichheit gibt sich besonders kund in den motorischen Kernen durch deren größere Ausdehnung rechts. Eine genauere Beschreibung kann unterbleiben, da sie nichts prinzipiell Neues bieten würde.

Die übrigen zur Untersuchung gelangten Fälle bieten keine wesentlichen Abweichungen von dem besprochenen, wenn auch in dem Grade der Reaktion auf die embryonale Exstirpation eine gewisse Variationsbreite zu verzeichnen ist. Namentlich finden sich bei einigen Tieren außerhalb des linken Schultergürtels noch Züge gut differenzierter Muskelfasern, die offenbar gewissen Beinmuskeln, die vom Gürtel zur Extremität ziehen, entsprechen; doch ist dieser Erscheinung keine große Bedeutung beizulegen.

E. Das Gehirn der Reihe C⁰.

Am peripheren und spinalen Nervensystem zeigen sich beim Fehlen der beiden linksseitigen Extremitäten dieselben Abweichungen von der Norm in ein und demselben Tier, wie sie getrennt in den Reihen B⁰ und D⁰ beobachtet werden. Am Gehirn der Reihe C⁰ konnten aber keine anormalen Formbildungen festgestellt werden. Deshalb wurde diese Operationsreihe auch im Sommer 1910 nicht wiederholt, nicht

weil diese Art der Exstirpation für aussichtslos angesehen wurde, sondern nur um Zeit zu gewinnen für die sorgfältige Ausführung der Operationen, die auch 1909 bereits von Erfolg begleitet waren.

F. Gehirn der Reihe D^0.

Es wurden im ganzen neun Exemplare mit gänzlich fehlendem linken Vorderbein gegen Ende der Metamorphose untersucht. Die überwiegende Mehrzahl weist ein durchaus normal gestaltetes Gehirn auf. Mit Sicherheit konnte jedoch bei einem Exemplar eine wesentliche Abweichung von der Norm festgestellt werden. Es handelt sich um dasselbe Tier, das oben der Beschreibung des peripheren und spinalen Nervensystems zugrundegelegt wurde.

Fall I. D_4^0 Nr. 2 vom 12. 8. 09.

Zwischen der Exstirpation des linken Vorderbeines und der Untersuchung liegen 49. Tage. Man vergleiche auch die Angaben oben S. 252.

Medulla oblongata und Cerebellum zeigen nichts Auffallendes.

Im Mittelhirn aber tritt eine deutliche anormale Asymmetrie auf, die an die bei der Reihe B^0 beschriebene erinnert, wenn sie hier auch bedeutend schwächer ist als dort. Die linke Seite des Mittelhirndaches ist in ihrem hinteren, der Medianebene zugewandten Teile etwas flacher als die rechte, eine Asymmetrie, die sich auf Querschnitten durch das ganze Tier darin kundgibt, daß der linke Lobus opticus ganz median nicht soweit dorsalwärts reicht als der rechte. Auch das Ventrikellumen ist median links etwas niedriger als rechts. Die Schichten des Daches stimmen rechts und links der Zahl und Anordnung nach überein, doch ist links nach der Medianlinie zu eine Minderung zu verzeichnen, die auf Kosten der äußeren Faserschichten und der dem Ventrikelraum benachbarten Zellschichten zu setzen ist (Fig. 34). Die geschilderte Asymmetrie ist nach vorn deutlich bis zu dem Punkte zu verfolgen, wo der Querschnitt des Ventrikelraumes eine T-förmige Gestalt annimmt. An dem basalen Teile des Mittelhirns läßt sich keine Asymmetrie nachweisen; wenn eine solche vorhanden ist, so ist sie so gering, daß sie nicht mit Sicherheit in die Augen fällt.

Noch bemerkenswerter als im Mittelhirn sind die anormalen Asymmetrien, die im Vorderhirn zu verzeichnen sind. Während jene aber wesentlich mit den Befunden bei Fehlen des linken Hinterbeins (Reihe B^0) übereinstimmen, zeigen diese eine sehr bemerkenswerte Abweichung davon. Hier hat nämlich nicht in erster Linie die gleichseitige (linke) Vorderhirnhemisphäre eine Minderung erfahren, sondern

die gekreuzte (rechte). Diese wichtige Tatsache tritt namentlich an den dem Zwischenhirn angelagerten Teilen der Hemisphären zutage (Fig. 35). Nicht nur reicht der Querschnitt der rechten Hemisphäre nicht soweit dorsalwärts als links, sondern der ganze Querschnitt erscheint etwas kleiner als links. Weiter nach vorn wird die Differenz noch größer (Fig. 36). In querer Richtung erscheint das Gehirn hier symmetrisch, aber die Sagittalachse der rechten Hälfte ist bedeutend kleiner als die der linken; die Differenz beträgt auf dem Schnitt der Fig. 36, vom oberen Zipfel des Recessus praeopticus gemessen, 96 μ. Auch die Höhe des Ventrikellumens ist rechts geringer als links. Ein wesentlicher Unterschied zwischen links und rechts in der Anordnung der Zell- und Fasermassen läßt sich nicht mit einiger Sicherheit feststellen. Verfolgt man die Querschnittserie weiter nach vorn, so gleicht sich schließlich der Größenunterschied zwischen den beiden Hemisphären mehr und mehr aus und ganz am Vorderende ist von ihm kaum noch etwas zu bemerken. Ob die linke Hemisphäre garnicht in Mitleidenschaft gezogen ist, mag dahingestellt bleiben. Allerdings erinnert eine leichte Einkerbung an dem dorsal-lateralen Umfang des Querschnitts (Fig. 36 bei $\times$) unwillkürlich an den Befund bei Fall IV der Reihe B^0; diese leichte Einkerbung ist bedingt durch eine flache Rinne, welche an dem dorsal-lateralen Umfange der linken Hemisphäre in der Längsrichtung verläuft, nach vorn allmählich verstreichend, während sie nach hinten bis zum Endgebiet der Hemisphäre verfolgt werden kann. Es kann aber hier in diesem Falle nicht mit unbedingter Sicherheit entschieden werden, ob es sich um eine Formreaktion handelt, die mit dem Ausfall des linken Vorderbeins im Zusammenhang steht, da die Bildung zu gering ist.

Fall II. E^0_3 Nr. 2 vom 13. 8. 09.

Als zweiter Fall der abnormen Gestaltung des Centralnervensystems bei Ausfall des linken Vorderbeins sei hier ein Befund herangezogen, der an einem Exemplar der Reihe E^0 gemacht wurde. In dieser Operationsreihe wurde Tieren der Reihe D^0 nachträglich das schon ziemlich weit entwickelte rechte Hinterbein exstirpiert. Auf dem dazu benutzten Ausbildungsstadium hat, wie meine Erfahrungen gelehrt haben, diese Exstirpation keine Formreaktionen im Gehirn zur Folge. Es darf daher von vornherein angenommen werden, daß etwaige abnorme Formbildungen in Zusammenhang zu bringen sind mit der früher erfolgten Exstirpation der linken Vorderbeinanlage. Ferner aber ist die Reaktionsweise des Gehirns von den Versuchen der Reihe B^0

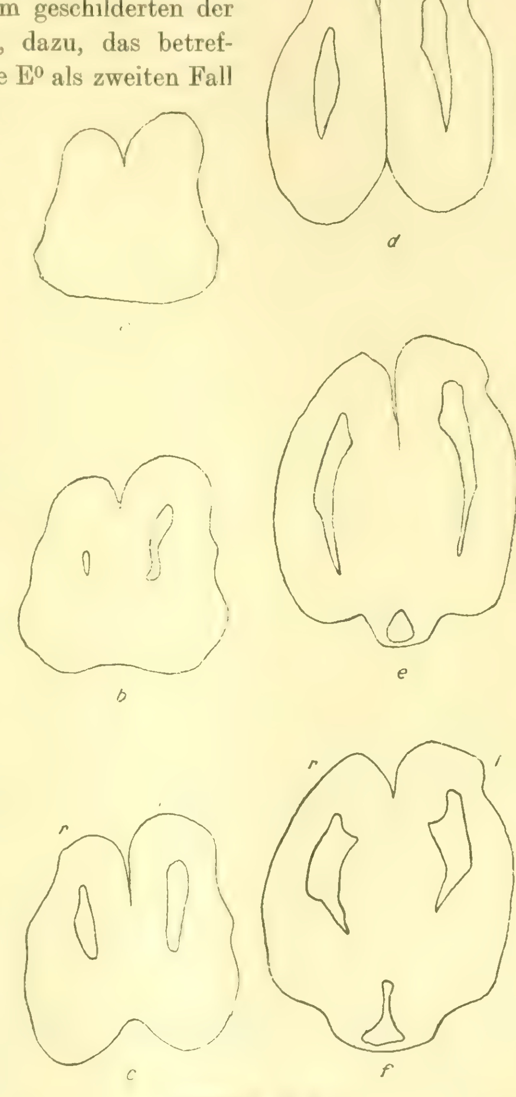
her bekannt: Bei fehlender Entwicklung eines Hinterbeins Minderung im Mittelhirn auf der gleichen Seite, im Falle der Reihe E^0 also auf der rechten Seite. Das ist aber nicht der Fall. Ferner berechtigt noch der Umstand, daß der Befund durchaus mit dem geschilderten der Reihe D^0 übereinstimmt, dazu, das betreffende Exemplar der Reihe E^0 als zweiten Fall der Formreaktion beim Ausfall des linken Vorderbeins anzusprechen.

Es handelt sich um einen Frosch, der schon oben S. 224 bei Besprechung der Doppelbildung der Beine erwähnt wurde.

Das periphere und spinale Nervensystem zeigen das typische Verhalten bei Ausfall des linken Vorderbeins; ebenso Schultergürtel und Muskulatur.

An Medulla oblongata und Cerebellum sind keine abnormen Verhältnisse zu erkennen.

Das Mesencephalon aber zeigt die gleiche Asymmetrie, wie sie bei Fall I oben geschildert wurde. In der Nähe der Medianebene ist der linke Lobus opticus niedriger als der rechte, der ganze Lobus in seinem hinteren Teile also etwas flacher. Nach vorn verliert sich diese Asymmetrie allmählich.



Textfig. 14 a—f.
Teil der Querschnittserie durch das Vorderhirn im Fall 2 der Reihe D^0. Vergr. 31. *l* linke, *r* rechte Hemisphäre.

Vom Zwischenhirn ist nichts besonderes zu vermerken.

Hingegen das Vorderhirn hat wieder eine merkwürdige Ausgestaltung erfahren. Die ganze rechte Hemisphäre hat in sagittaler Richtung einen bedeutend kleineren Durchmesser als die linke, auch das Lumen des Ventrikels ist rechts niedriger als links (Textfig. 14 *a*—*f*).

Aber auch die linke Hemisphäre ist in Mitleidenschaft gezogen, indem ihre dorsal-laterale Wand dünner als normal gebildet ist. Der Umriß des Querschnitts (Fig. 37) erhält dadurch dorsal-lateral eine ziemlich tiefe Einbuchtung, die einer schon bei vorigem Fall und insbesondere bei Fall IV der Reihe B^0 erwähnten längslaufenden flachen Rinne entspricht, die sich fast an der ganzen Länge der Hemisphäre hinzieht. In dem vorderen und mittleren Teile der Länge ist auch an der rechten Hemisphäre eine solche Rinne angedeutet (Textfig. 14 *d*), so daß das ganze Querschnittbild Ähnlichkeit gewinnt mit den Bildern des Falles IV der Reihe B^0 (vgl. Fig. 32), nur daß dort die linke Hemisphäre im ganzen die kleinere ist, während in dem vorliegenden Falle die rechte den kleineren Durchmesser besitzt. Die geschilderte Ungleichheit der beiden Hemisphären erstreckt sich nach vorn bis zum Bulbus olfactorius, nach rückwärts fast bis an das Hinterende der Hemisphären; die Länge beider Hemisphären ist die gleiche. Degenerative Veränderungen sind im ganzen Nervensystem nicht vorhanden[1].

G. Zusammenfassung der Befunde am Nervensystem der Reihen B^0 und D^0.

Bevor die bei der Untersuchung des Materials der Serie 0 entdeckten anormalen Formbildungen des Nervensystems übersichtlich zusammengestellt seien, mögen noch einige allgemeine Bemerkungen, die sich auf die Untersuchungsmethode beziehen, hier Platz finden.

Es ist im Vorhergehenden, wenn es galt, eine Abweichung von der normalen Formgestaltung zu erkennen, stets das Hauptgewicht gelegt worden auf asymmetrische Bildung des Nervensystems. Nun erhebt sich die Frage, ob es genügt, auf diese Asymmetrien zu achten, um die Abweichungen von der Norm festzustellen. An und für sich ist es natürlich möglich, daß durch den Ausfall von Fasern und Zellen auch symmetrische anormale Formzustände hervorgerufen werden, dann

[1] Aus der eingangs erwähnten Operationsreihe F^0 wurde kein Exemplar untersucht, da es nicht gelang, die Regeneration rechtzeitig zu verhüten. Sie wurde später auch nicht wiederholt, um Zeit zu gewinnen für die erfolgreichen Reihen B und D, die bei der so ermöglichten sorgfältigeren Behandlung genügende Resultate lieferten.

nämlich, wenn zu dem einseitig fehlenden, peripheren Organ in irgend einem Teile des Centralnervensystems rechts und links gleich viel Faserzüge bzw. Nervenkerne gehören. Nun gilt aber im Nervensystem bekanntlich das Prinzip, daß jedes einseitige periphere Organ vornehmlich in der einen Hälfte des Centralnervensystems lokalisiert ist. Wenn es sich also nicht um eine Lokalisation in den genauesten Einzelheiten handelt, sondern in erster Linie um die Frage, welche Hirnteile bei den Versuchen in Mitleidenschaft gezogen werden, so genügt jedenfalls die Feststellung anormaler Asymmetrien. Natürlich darf dabei der Vergleich mit normalen Formzuständen nicht vernachlässigt werden, weil auch dadurch Abweichungen von der Norm festgelegt werden können, allerdings nur dann, wenn sie nicht allzu gering sind. Denn einerseits erscheint es unmöglich, von zwei verschiedenen Tieren zwei genau gleich geführte Schnitte an genau derselben Stelle des Nervensystems zu erhalten, und anderseits weicht jedes Gehirn von einem andern in Kleinigkeiten der Form und Größe ab, so daß ein minutiöser Vergleich fruchtlos wird. Außerdem ist zu bedenken, daß ganz geringe Abweichungen von der Norm auch Kunstprodukte sein können. Aus diesem Grunde dürfen auch als anormale Asymmetrien nur solche Zustände angesprochen werden, die unzweifelhaft klar als solche hervortreten. Schließlich sind die asymmetrischen Bildungen das einzige Mittel, im vorliegenden Fall Abweichungen von der Norm zu erkennen, insbesondere, da die Festlegung und Verfolgung bestimmter Bahnen wegen der noch fehlenden Markscheiden noch nicht möglich und auch die Differenzierung der Ganglienzellen im einzelnen noch nicht weit genug vorgeschritten ist. Vielleicht läßt sich dieses höhere Ziel später erreichen.

Es erscheint angebracht, hier auch von vornherein Verwahrung einzulegen dagegen, daß die geschilderten asymmetrischen Bilder durch schiefe Orientierung der Schnittserien hervorgerufen seien. Durch minimale Abweichungen von der idealen Schnittrichtung entstehen überhaupt nicht solche Bilder, wie sie oben beschrieben wurden: um entfernt ähnliche zu erhalten, muß man geradezu schief schneiden. Ferner ist es nicht möglich, durch nicht ganz genau orientierte Schnittrichtung ganz anormale Bilder zu erklären, wie z. B. Fig. 32 eins darstellt, wo beide Hälften anormal geformt sind.

Wenn im Vorhergehenden bei Besprechung der Formreaktion des Nervensystems stets das anormale der Asymmetrien betont wurde, so geschah das, weil bekanntlich, wie auch bei Fischen und Reptilien, im Zwischenhirn des Frosches eine normale Asymmetrie vorhanden ist,

da die beiden am Dache dieses Hirnteiles liegenden Ganglia habenulae ungleich gestaltet und von ungleicher Größe sind. Insbesondere weist

Nervensystem der Reihen B^0, C^0, D^0.

	Gesamtzahl der untersuchten Tiere	Zahl der untersuchten Rückenmarke	Zahl der untersuchten Gehirne	Zahl der Reaktionen im Rückenmark	Anormale Formgestaltung im Gehirn: Gesamtzahl	Oblongata	Kleinhirn	Mittelhirn	Zwischenhirn	Vorderhirn
B^0	15	11	15	10 (1 Fall besonderen Verhaltens)	4	—	—	4	—	3
C^0	7	5	7	4 (1 Fall besonderen Verhaltens)	—	—	—	—	—	—
D^0	10	3	10	3	2	—	—	2	—	2

das linke Ganglion einen komplizierteren Bau und reichlichere Fasermassen auf als das rechte. Da dieses Verhalten in der Literatur un-

genügend betont ist, selbst Werke wie ECKER-WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches (Bearbeitung von GAUPP 1896) und EDINGERS Arbeit über das Zwischenhirn (1892) erwähnen nichts davon, sei die Tatsache hier noch einmal herausgestellt und durch ein Photogramm erläutert (Fig. 38).

Es seien nun die Befunde am Nervensystem in einer Tabelle und in schematischen Übersichtszeichnungen zusammengefaßt (S. 260).

Es wurden untersucht 15 Tiere mit fehlendem linken Hinterbein (Reihe B^0): von elf Exemplaren wurde das Rückenmark zur Untersuchung herangezogen. In zehn von diesen elf Fällen zeigte das Rückenmark die oben genugsam geschilderte asymmetrische Ausgestaltung; nur in einem Falle, der oben besonders erwähnt wurde, ist aus dem eigentümlichen Verhalten des peripheren Nervensystems heraus diese Asymmetrie nur wenig eingetreten. Von den 15 untersuchten Gehirnen dieser Reihe zeigen vier ganz unzweifelhafte Abweichungen von der normalen Form, und zwar alle vier im Mittelhirn, drei außerdem im Vorderhirn.

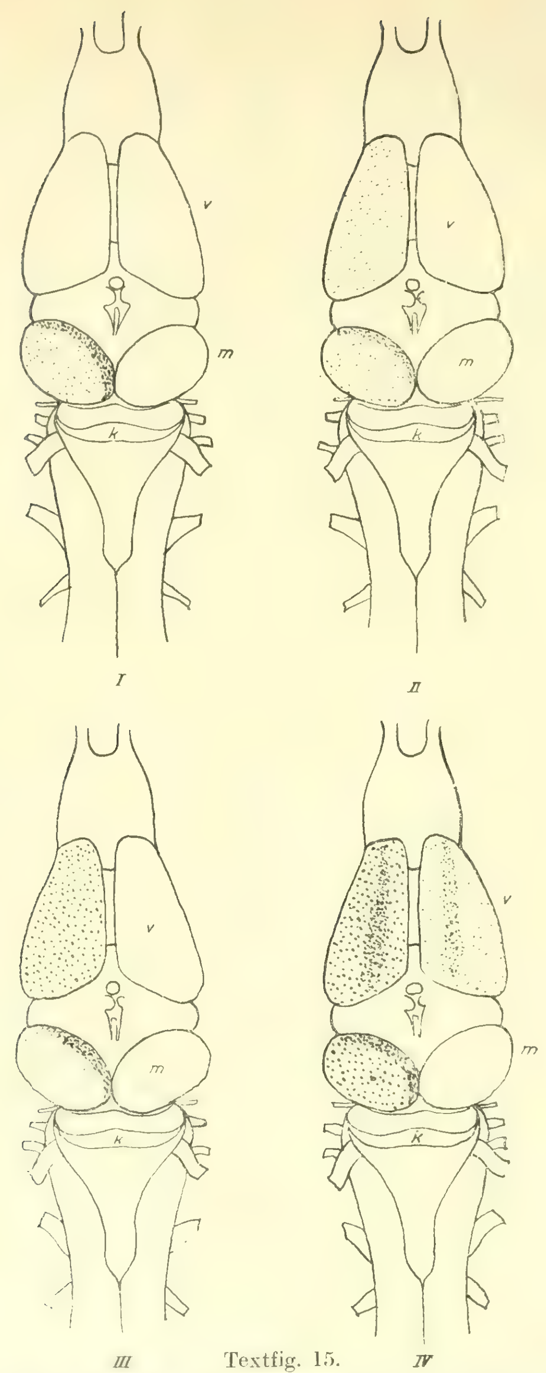
In den schematischen Zeichnungen der Textfig. 15 ist der Versuch gemacht, die oberflächlich liegenden Abweichungen von der normalen Ausbildung des Gehirns graphisch darzustellen.

Diejenigen Gehirnteile, die eine Minderung erfahren haben, sind durch Punktierung gekennzeichnet. Die Stärke der Punktierung gibt einen gewissen Gradmesser für die Größe der Verkleinerung; durch besonders dichte Punktierung ist angedeutet, an welchen Stellen der anormalen Hirnteile die stärkste Abweichung vorhanden ist.

Die Reihe C^0 gab betreffs des Gehirns keine Ausbeute, wohl aber die Reihe D^0 ($+ E^0$), von der im ganzen zehn Gehirne untersucht wurden. Zwei Exemplare lieferten einen übereinstimmenden Befund, der in der Textfig. 16 zur Anschauung gebracht ist in der Darstellungsweise der Textfig. 15.

Überblicken wir das Ergebnis, so zeigt sich, daß längst nicht in allen Fällen der Exstirpation der Beinanlagen in Serie 0 eine anormale Formbildung des Gehirns eingetreten ist, wenn sie aber vorhanden ist, tritt sie stets in der gleichen Weise auf.

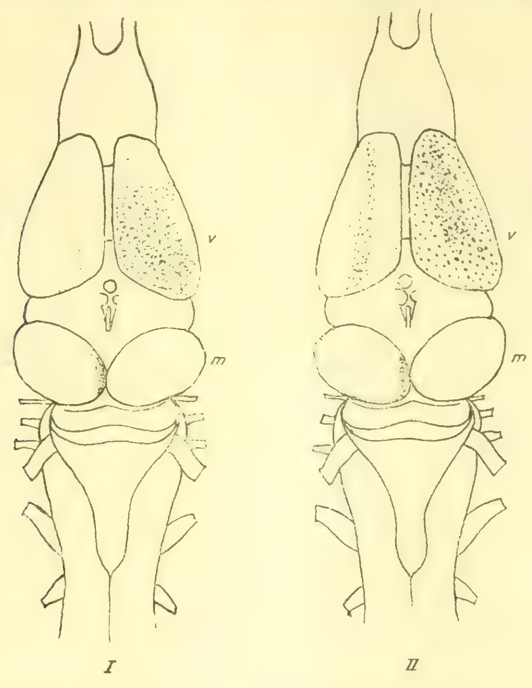
Zunächst zeigt das periphere und spinale Nervensystem in allen untersuchten Fällen ganz bestimmte immer gleiche Abweichungen von der Norm, wenn wir einmal von zwei in der Tabelle und der obigen Beschreibung eigens hervorgehobenen Befunden absehen, bei denen besondere Verhältnisse vorliegen.



Textfig. 15.

Schematische Übersicht über den Ort der Gehirnmißbildungen bei primärem Fehlen des linken Hinterbeins. Die Stärke der Punktierung deutet den größeren oder geringeren Grad der Entwicklungshemmung an entsprechend Fall *I—IV* der Reihe B⁰. *v*, Vorderhirn; *m*, Mittelhirn; *k*, Kleinhirn.

Die Gehirne weichen nur zum Teil von der Norm ab. Ein Blick auf die Tabelle zeigt, daß die günstigsten Resultate in der Reihe B^0 erzielt sind, zu der, wie man oben vergleichen wolle, das jüngste Operationsmaterial verwandt wurde. Daher braucht es nicht zu befremden, wenn die Reihe C^0 keine anormalen Gehirne lieferte. Zwar stammt das Material der Reihe C^0 aus der Reihe B^0, und man könnte vielleicht Abnormitäten erwarten, wie sie Reihe B^0, bietet; aber dabei ist zu bedenken, daß das Material der Reihe B^0 etwas ungleich alt war, da die



Textfig. 16.

Schema der Formreaktion bei primär fehlendem linken Vorderbein entsprechend den beiden Fällen (*I*, *II*) der Reihe D^0. An den punktierten Stellen Entwicklungshemmung; die Stärke der Punktierung deutet den Grad derselben an. *v*, Vorderhirn; *m*, Mittelhirn.

Ausführung der Exstirpationen sich über einen größeren Zeitraum erstreckte. Bedenkt man weiter, daß, wie der oben beschriebene Fall E^0 (= D^0 Fall II) zur Genüge dartut, Exstirpationen der Gliedmaßenknospe von gewissem Alter an ohne Einfluß auf die Gestaltung des Gehirns bleiben — in jenem Falle war das rechte Hinterbein erst auf ziemlich weit vorgeschrittenem Stadium der Entwicklung amputiert worden, während die Fortnahme des linken Vorderbeins schon früher erfolgt war — so wird ohne weiteres klar, daß nur die auf jüngerem

Stadium zur Operation gelangten Larven auf den peripheren Eingriff mit einer entsprechenden Mißbildung des Gehirns geantwortet haben. Das ist auch rein theoretisch selbstverständlich. Bei einem erwachsenen Frosch würde die Amputation eines Beines das Gehirn unberührt lassen. Wenn überhaupt auf einen solchen peripheren Eingriff das Gehirn mit anormaler Formbildung antwortet, so geschieht das nur, wenn man den Eingriff früher vornimmt, je früher desto besser, da dann auch das Nervensystem noch bedeutende Entwicklungsvorgänge durchmachen muß und nur dadurch in der Lage ist, Abweichungen von der Norm zu bilden.

Jedenfalls dürfen wir annehmen, daß diejenigen Frösche, welche trotz Exstirpation von Beinknospen normale Gehirne aufweisen, nur deshalb nicht auf den operativen Eingriff reagiert haben, weil sie bei der Operation schon zu weit entwickelt waren, nicht etwa, weil die anormale Bildung des Gehirns etwas zufälliges ist oder auf unkontrollierbaren Faktoren beruht, die mit den Exstirpationen nichts zu tun haben. Wäre das der Fall, so müßten auch nichtoperierte Frösche ab und an solche anormale Gehirne besitzen. Das ist aber nie beobachtet worden, trotz der überaus großen Zahl der von zahlreichen Forschern untersuchten Froschgehirne. Ferner spricht gegen Zufallsbildung vor allem auch die gesetzmäßige Übereinstimmung der beschriebenen Abnormitäten.

Die Nervencentren erster Ordnung (Rückenmark und Spinalganglien) werden naturgemäß am konstantesten durch die embryonale Amputation der zugehörigen peripheren Organe in Mitleidenschaft gezogen.

Bei höheren Centren kann die Reaktion ganz ausbleiben (wegen des Alters des Operationsmaterials); wenn im Gehirn aber eine Formreaktion eintritt, dann ist sie durchaus gesetzmäßig.

Der frühzeitigen Unterdrückung des linken Hinterbeins entspricht im Gehirn entweder nur eine Formreaktion in der gleichseitigen Mittelhirnhälfte, oder bei stärkerer Beeinflussung außerdem noch eine anormale Bildung des Vorderhirns, die in verschiedenem Grade ausgeprägt sein kann. Es kommt also vor, daß das Vorderhirn frei von einer Abnormität bleibt, während das Mittelhirn allein Abweichungen aufweist, nicht aber umgekehrt. Bei leichteren Fällen der Großhirnbeeinflussung bleibt es bei einem kleineren Durchmesser der gleichseitigen Hemisphäre, in weitergehendem wird auch die gekreuzte Hemisphäre in Mitleidenschaft gezogen, wenn auch die gleichseitige die im ganzen kleinere ist, während die dorsal-laterale Hemisphärenwand beiderseits, besonders

gleichseitig, eine Minderung erfahren hat. Die Fälle lassen sich, wie Textfig. 15 zeigt, in eine Reihe von aufsteigender Heftigkeit der Reaktion einordnen.

Wird frühzeitig das linke Vorderbein exstirpiert, so zeigen günstige Fälle (vgl. Textfig. 16) zunächst eine anormale Verkleinerung eines Teils des Mittelhirndaches der gleichen Seite und außerdem starke Verkleinerung der gekreuzten Vorderhirnhemisphäre, die gepaart ist mit einer nicht sehr starken Minderung in der dorsal-lateralen Hemisphärenwand der gleichen Seite; in der gekreuzten Hemisphäre ist die Beeinflussung der Formbildung am stärksten zu erkennen ebenfalls dorsal-lateral.

In meiner vorläufigen Mitteilung (1910) steht die Bemerkung, daß auch in den übrigen Gehirnteilen (Oblongata, Kleinhirn, Zwischenhirn) anormale Asymmetrien zu verzeichnen seien, die aber noch näherer Prüfung bedürftig wären. Eine eingehendere Untersuchung an reichlicherem Material hat nun im Gegensatz zu jener Meinung mit Gewißheit ergeben, daß Medulla oblongata und Cerebellum in keinem Falle erkennbar und unzweifelhaft von der Norm abweichen. Was bei der ersten, naturgemäß etwas schnellen Untersuchung in diesen beiden Hirnteilen an ein oder anderm Exemplar für eine anormale Asymmetrie angesehen wurde, beruht, wie jetzt mit Sicherheit behauptet werden kann, entweder auf Wachstumsverschiebungen infolge Asymmetrie im Mittelhirn (das gilt namentlich für die Kleinhirnplatte) oder, wie in einem Falle der Oblongata, auf einer Krümmung der Wirbelsäule beim Konservieren, so daß die Schnitte in dieser Gegend um ein geringes von der genauen Querschnittrichtung abweichen. Bei der nach und nach größeren Erfahrung konnten solche Fälle später von vornherein von der Untersuchung ausgeschlossen werden. Bei der Kleinheit der Verhältnisse ist aber der anfängliche Irrtum, auf den ja gar keine Schlüsse aufgebaut wurden, wohl verzeihlich.

Im Zwischenhirn liegen die Dinge nicht ganz so einfach. Am Dache kommen ja normalerweise Asymmetrien vor, die in ungleichem Grade ausgeprägt sind; in einem oder anderm Falle der anfänglichen Untersuchung schien mir auch der Thalamusteil unsymmetrisch zu sein. Da die Abweichungen aber erstens sehr gering sind und zweitens auch nicht konstant auftreten, so ist es zweifellos nicht angebracht, sie ohne weiteres mit dem Beinmangel in Beziehung zu setzen.

VII. Die Doppelbeine der Reihe E^0.

Die nähere Untersuchung der oben beschriebenen und abgebildeten Doppelbildungen aus der Materialreihe E^0 (Fig. 10 u. 11) hat nichts

Neues ergeben. Es ist längst sehr wohl bekannt, daß durch Verletzung der Becken- oder Beinanlage komplizierte Mehrfachbildungen entstehen können, und zweifellos dürften die vorliegenden Fälle ebenfalls auf Verletzung der Anlagen zurückzuführen sein.

Die Doppelbildung der Fig. 11 weist eine Verdoppelung des Acetabulums auf, während die der Fig. 10 nur eine Doppelung des Unterschenkels und des Fußes enthält. Man wolle sich erinnern, daß die Exstirpation des rechten Hinterbeins in der Reihe E^0 an ziemlich altem Material erfolgte, so daß in ersterem Falle eine unbeabsichtigte Verletzung der linken Hälfte der Beckenanlage erfolgte, die zu regenerativen Prozessen und infolge der Beschaffenheit der Wunde zu Superregeneration führte. Eine solche scheint allerdings im andern Falle (Fig. 10) nicht vorzuliegen; vielmehr handelt es sich dabei um eine Spaltung der Skeletanlage, die durch eine unbeabsichtigte Beschädigung hervorgerufen sein wird. Diese Beschädigung kann herbeigeführt sein durch Quetschung bei der Exstirpation des rechten Hinterbeins, da bei der Ausführung dieser Exstirpation die Hinterbeine schon ziemlich weit entwickelt waren und daher solchen Beschädigungen ausgesetzt sein können.

Die erwähnten Doppelbildungen der in der Anlage einmal exstirpierten Gliedmaßen sind ebenfalls auf Superregeneration zurückzuführen.

Es liegt eine ganze Anzahl von Arbeiten über Doppel- und Mehrfachbildungen bei Amphibien vor, auf die hier lediglich verwiesen sei, da meine Beobachtungen nichts Wesentliches hinzuzufügen gestatten. Untersuchungen über die genannten Mißbildungen bei Amphibien sind veröffentlicht von: Tuckermann (1886); Barfurth (1894); Tornier (1897; 1898; 1901, 1 u. 2; 1906); Bender (1906); Gemill (1906); Braus (1908); Reichenow (1908); Lissitzky (1910); außerdem ist zu beachten die zusammenfassende Darstellung bei E. Schwalbe (1906).

VIII. Serie I und II (1910).

A. Zustand des Gehirns bei der Reihe B^I.

Das Material der Serien I und II, das aus dem Jahre 1910 stammt, zeigt gegenüber dem der Serie 0 des Jahres 1909 schon äußerlich bedeutsame Abweichungen, die sich in der häufigen Verkrüppelung der nichtoperierten Gliedmaßen kundgeben. Es wird nun in erster Linie von Interesse sein, Tiere mit solchen Verkrüppelungen zur Untersuchung heranzuziehen. Da das Skelet, die Muskulatur, das Rückenmark usw. sich hier beim Fehlen eines Beines grundsätzlich ebenso

verhalten wie in Serie 0, wie das ja auch garnicht anders zu erwarten ist, so braucht kein besonderer Abschnitt vorausgeschickt zu werden. Besonderheiten werden sich bei den einzelnen Fällen erledigen.

Fall I. B_3^I vom 10. 6. 10.

Das Objekt der folgenden Beschreibung ist schon oben erwähnt und abgebildet worden (Fig. 17). Das linke Hinterbein fehlt, das rechte ist höchst mangelhaft gebildet; ebenso sind beide Vorderbeine nicht von normaler Beschaffenheit. Konservierung 59 Tage nach der Operation.

Die an Stelle des rechten Hinterbeins stehende Bildung besteht aus ziemlich lockerem Mesenchymgewebe, das größere lacunenartige Hohlräume und Gefäße aufweist. Namentlich in den distalen, äußerlich als Knöllchen beschriebenen Teilen finden sich Verdichtungen dieses Mesenchyms, wie sie bei der ersten Anlage des embryonalen Gliedmaßenskeletes in ähnlicher Weise auftreten. Von Nerven oder Muskeln ist in dem »Bein« nichts wahrzunehmen. Weiter proximal wird das Mesenchymgewebe lockerer und ordnet sich in Zügen an, die allerdings mehr einseitig den Enddarm umgreifen. Aus diesem Bindegewebe nun sondern sich noch weiter nach vorn, wo der Ansatz des »Beines« in der Bauchdecke verschwindet, undeutlich geschiedene und unregelmäßig angeordnete Züge muskulösen Gewebes, das aber eine deutliche Querstreifung vermissen läßt, untermischt mit Bindegewebe. Zugleich tauchen in dieser Gewebsmasse rechts-dorsal vom Enddarm deutlich Nerven auf, die in einem gemeinsamen ziemlich dicken Bündel dorsalwärts ziehen; dieser Strang teilt sich sehr bald und läßt aus sich die rechtsseitigen sowohl wie linksseitigen Spinalnerven des Lumbosacralplexus hervorgehen. Hier liegt also eine Vereinigung des linken und rechten Plexus in der Peripherie vor, wie zwei analoge Fälle bereits beschrieben wurden. Von diesen beiden letzteren unterscheidet sich der vorliegende Fall aber wesentlich dadurch, daß die vereinigten Plexus nicht zu einem normalen Bein in Beziehung treten, sondern zu einer Krüppelbildung ohne Skelet und Muskeln, und deshalb verhalten sich hier peripheres und centrales Nervensystem auch ganz anders wie in jenen Fällen. Die beiderseitigen Lumbosacralnerven sind nur sehr schwach ausgebildet; auffallende Dickenunterschiede bestehen zwischen ihnen nicht. Ihr Querdurchmesser beträgt etwa 26 μ, während, wie oben schon angegeben, der Durchmesser des schwächsten der drei Nerven (des VIII. Spinalnerven) normalerweise mehr als das Doppelte beträgt. Diesem Befunde entsprechend sind die zugehörigen Spinal-

ganglien sehr klein, aber ohne jedes Zeichen von Degeneration, und da zwischen rechts und links kein Unterschied festzustellen ist, erscheint der Querschnitt des Lendenmarks in symmetrischer Weise verkleinert. Über die Art dieser Verkleinerung ist nach den Schilderungen der einseitigen Minderung in der Reihe B^0 hier nichts Neues zu sagen, nur daß hier entsprechend dem fast gänzlichen Ausfall beider Hinterbeine auch beide Rückenmarkshälften in Mitleidenschaft gezogen sind.

Wie schon vorhin gesagt wurde, fehlen in dem stark krüppelhaften rechten Hinterbein eigentliche skeletale Bildungen und Muskeln. In Übereinstimmung damit fehlt der ganze Beckengürtel fast vollständig; ebenso sind die von dem Gürtel- bzw. Achsenskelet an die Gliedmaßen ziehenden Muskeln nicht vorhanden.

Der Querfortsatz des neunten Wirbels, an dem das Os ilei artikuliert, ist beiderseits vorhanden und rechts stärker und länger ausgebildet als links. Anschließend an den rechtsseitigen Querfortsatz liegt eine kurze skeletale Bildung, die als das Rudiment eines Ileum aufzufassen ist. Von dichten Bindegewebszügen umgeben, stellt sie einen dünnen Knorpelstab dar, der mit dem Querfortsatz artikuliert und eine kurze Strecke nach hinten und unten sich hinzieht. Sein distales Ende liegt dorsal von der Bauchhöhle auf der Höhe der Wirbelsäule, weit vor dem Ansatz des verkrüppelten »Beines«, zu dem er in gar keine Beziehung tritt. Die linke Beckenhälfte fehlt vollständig.

Die Vorderbeine besitzen Knorpelskelet und Muskeln, an denen nichts Auffälliges zu bemerken ist. Die einzelnen bei der äußeren Beschreibung angedeuteten Verbildungen wurden nicht weiter untersucht. Das Halsmark läßt keine Abnormitäten erkennen.

Das verlängerte Mark und das Kleinhirn weichen, soweit feststellbar, nicht von der Norm ab. Anders ist das beim Mittelhirn, wenn die Abweichung vom normalen Bau auch nicht sehr weitgehend ist. Aber gerade mit Rücksicht auf weiter unten zu beschreibende Fälle scheint es doch wichtig, den Befund zu erwähnen. Zunächst handelt es sich nicht um eine anormale Asymmetrie, wie wir sie schon an dem Material der Serie 0 kennen lernten, sondern beide Hirnhälften sind in gleicher Weise in Mitleidenschaft gezogen worden. Das Dach der Lobi optici ist in seinem der Medianlinie des Hirns angenäherten Teile anormal verdünnt und zwar betrifft diese schwächere Ausbildung der dorsal-medianen Wandung offenbar alle Schichten. Eine Folge davon ist, daß die hinteren Teile der beiden Lobi in der Medianen weiter auseinander klaffen, als das im normalen Verhalten zutrifft. Nach vorn zu verliert sich nach und nach die anormale Verjüngung des media-

nen Dachteiles, der nach und nach normale Dicke erhält. Doch muß ausdrücklich bemerkt werden, daß man nicht genau die Grenze der anormalen Formbildung angeben kann, weil ein absolut vollkommener Vergleich mit einem normalen Individium praktisch ausgeschlossen ist. Jedenfalls ist die Abweichung von der Norm, wenn auch nicht auf den ersten Blick frappierend, doch durchaus deutlich.

An den frontaleren Hirnteilen gelingt es nicht, abnorme Bildungen festzustellen, wobei jedoch stets zu beachten ist, daß geringfügige Abweichungen beim Vergleich mit normalen Schnitten schon wegen der individuell etwas verschiedenen Form der einzelnen Gehirne dem Beobachter entgehen müssen.

Fall II. B_2^I vom 9. 6. 10.

Dieser Frosch wurde gegen Ende der Metamorphose konserviert; der Schwanz ist fast halb reduziert. Seit der Exstirpation des linken Hinterbeins sind 58 Tage verflossen. Linkes Hinterbein fehlt; rechtes normal, steht von der Ventralseite gesehen, in der Mittellinie des Bauches; der Hinterfuß hat nur vier deutliche Zehen, die im ganzen normal, doch im der Entwicklung zurückgeblieben sind. Die Vorderbeine sind frei und im Gebrauch. Das linke ist verkrüppelt, in allen Teilen zu kurz, die Hand ganz rudimentär mit winzigen, undeutlich gesonderten drei Zehen, die ganze Gliederung unvollkommen; Form des rechten Vorderbeins normal, wenn auch etwas schwach. Körperlänge ganz 28 mm, bis zum After 12 mm. Das Rückenmark wurde nicht untersucht.

Bis auf das Mittelhirn erscheinen alle Hirnteile normal; das Mittelhirndach aber zeigt ganz dieselbe anormale Verjüngung seines Querschnitts, wie sie schon bei Fall I beschrieben wurde. Am Mittelhirndach kann man normalerweise zwei Gruppen von Schichten unterscheiden, eine faserreiche äußere und eine zellenreiche innere. Erstere Gruppe wird nach der Medianlinie zu allmählich dünner, während die letztere, durch eine dünne Faserschicht in zwei Unterabteilungen zerlegt, in fast unveränderter Stärke bis an die mediane Grenze der Lobi optici sich erstreckt (vgl. Fig. 39). Alle diese Schichten erscheinen in vorliegendem Falle II in der Nähe der Medianen im hinteren Teile des Mittelhirndaches beiderseitig anormal verdünnt; ferner ist die Teilung der inneren zellreichen Schichtengruppe in zwei Teile durch die erwähnte dünne Faserschicht in diesen Teilen der Lobi nicht so klar wie bei normalen Tieren, da diese dünne Faserschicht sich hier nicht so weit medianwärts erstreckt wie dort. Im großen und ganzen gleicht der Befund im Mittelhirn dem des Falles I.

Fall III. B_4^I vom 10. 6. 10.

Seit der Operation sind 59 Tage verflossen. Der Schwanz ist ziemlich weit reduziert; linkes Hinterbein fehlt; rechtes Hinterbein: Oberschenkel normal, Unterschenkel mit Verdickungen, Fuß unvollkommen, rechtwinkelig vom Metatarsus nach innen gerichtet; Zehen klein und ganz verwachsen; mit diesem Bein wurden Bewegungen ausgeführt, aber keine Sprünge; der Fuß liegt mit der Seitenkante auf. Die Vorderbeine sind, abgesehen von den Füßen, deren Zehen unvollkommen und teilweise verwachsen sind, normal. Das Tier erstickte nach Herausnahme aus dem Wasser infolge Anhaftens an der Unterlage und wurde noch lebendfrisch konserviert. Länge ganz 22 mm, bis zum After 12 mm.

Trotz der schleunigen Konservierung zeigen die Schnittpräparate schon Spuren von Maceration; zur näheren Untersuchung ist das Tier daher unbrauchbar. Muskulatur und Skelet der Beckengegend zeigen die oben zur Genüge beschriebene Beschaffenheit, wie sie beim Fehlen eines Hinterbeins und der einigermaßen normalen Ausbildung des andern typisch ist. Das periphere Nervensystem zeigt ein ganz entsprechendes Verhalten. Am Lendenmark fällt die Verkleinerung der linken Hälfte stark auf; ob auch in der rechten zu dem etwas mangelhaften Bein in Beziehung stehenden Hälfte anormale Bildungen vorliegen, kann leider bei dem Zustand des Materials nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Das Gehirn ist schon zu sehr verändert, sowohl in seiner Form durch Verbiegen usw. als auch histologisch, um als sichere Unterlage für die Beobachtungen benutzt zu werden; immerhin macht das Mittelhirndach in seinen hinteren Partien eher den Eindruck, daß es in seinem medianen Teile anormal verdünnt sei, als daß es eine ganz normale Ausgestaltung erfahren habe. Doch läßt sich der Befund wegen seiner Unsicherheit für weitergehende Schlüsse nicht verwerten. Wenn der Fall trotzdem erwähnt wurde, so geschah es, um zu zeigen, daß nur lebend konserviertes Material sichere Resultate liefert. In andern Hirnteilen als dem Mittelhirn können keine Abweichungen festgestellt werden.

Fall IV. B_5^I vom 14. 6. 10.

Aus demselben Grunde wie in Fall III bietet auch das Tier der Fig. 16 keine sichere Ausbeute bezüglich des Gehirns (zur äußeren Beschreibung vgl. oben S. 230). Das Exemplar lag 63 Tage nach der Exstirpation der Beinanlage tot im Aquarium ohne äußere Anzeichen

irgendwelcher Maceration; aber trotz schleuniger Übertragung in ZENKERsche Flüssigkeit ist die postmortale Veränderung des Nervensystems schon weit vorgeschritten.

Die beiden an Stelle der Hinterbeine stehenden, kegelförmigen Zapfen bestehen aus der Epidermis und dichtem Mesenchymgewebe; der linksseitige ist ein Regenerationskegel, der rechtsseitige eine verkümmerte Extremität. In letzterem liegen zwei sehr kleine eben in Knorpel übergehende Skeletstücke, deren eines als Oberschenkel, deren anderes als das distalere Beinskelet aufzufassen ist. Nerven und Muskeln sind in den Beinzapfen nicht zu erkennen, Gefäße sind vorhanden. Vom Becken finden wir rechts wie links je ein Rudiment, wovon das rechtsseitige das größere ist. Es besitzt einen Gelenkteil, von dem der erwähnte Oberschenkel aber nur unklar abgegliedert ist, und einen als Darmbein anzusehenden schräg nach vorn sich erstreckenden Fortsatz, der aber nicht bis zum Querfortsatz des neunten Wirbels heranreicht, sondern knapp auf der Höhe der noch erhaltenen Chorda aufhört und von seinem Ende aus mit jenem Querfortsatz durch dichte Bindegewebszüge verbunden ist. Links findet sich ein nur eben bis zur Beinknospe heranreichendes knorpeliges Skeletstück, das schräg aufwärts nach vorn gestellt ist, aber schon nach kurzem Verlauf an der Leibeshöhlenwand unterhalb der dorsalen Stammuskulatur endet. Zur Wirbelsäule tritt es in gar keine Beziehung. Der rechte Querfortsatz des neunten Wirbels ist etwas länger als der linke. Daß die vom Stamm zur freien Extremität ziehenden Muskeln nicht entwickelt sind, braucht wohl kaum noch hervorgehoben zu werden.

Es wurde schon bemerkt, daß in den Beinrudimenten kein nervöses Gewebe erkennbar ist. Die Beinzapfen stehen nun mit dem spinalen Nervensystem überhaupt in keinem sichtbaren Zusammenhange. Verfolgt man die drei Lumbosacralnerven von ihren Spinalganglien aus, die beiderseits stark in der Größe reduziert sind, so bemerkt man außer dem von vornherein zu erwartenden Umstande, daß der Durchmesser der gedachten Nerven schwächer als normal ist, die überraschende Tatsache, daß weder rechts noch links eine Plexusbildung zustande kommt. Jedes der drei Nervenpaare verläuft ein gut Stück in normaler Lagerung peripherwärts schräg nach hinten. Jeder Nerv endigt aber für sich, indem er hart unter der dorsalen Längsmuskulatur verlaufend in der dünnen Bindegewebsschicht zwischen dieser und der Leibeshöhle allmählich undeutlich wird und schließlich verschwindet. Die Nerven der linken Seite sind etwas kürzer als die der rechten. Am weitesten läßt sich der X. Spinalnerv der rechten Seite verfolgen und zwar bis

in die Höhe der Acetabulargegend, ohne daß er jedoch mit dem Beinrudiment in erkennbare Beziehung tritt.

Der Querschnitt des Lendenmarks ist beiderseits stark verkleinert; insbesondere treten die großen motorischen Zellen der Vorderhörner nicht hervor.

Auf die übrigen Teile des Nervensystems, insbesondere das Gehirn, soll hier wegen des Konservierungszustandes nicht näher eingegangen werden. Nur sei bemerkt, daß alle Gehirnteile eher einen normalen als anormalen Eindruck machen. Doch sei noch ausdrücklich betont, daß wegen der bereits eingetretenen postmortalen Formänderungen das Urteil ein unsicheres ist.

Fall V und VI.

Es wurden aus der Reihe B^{I} noch zwei weitere Fälle untersucht, die am Gehirn aber nichts Besonderes bieten. Das eine Tier (B^{I}_{9} vom 1. 7. 10 des Protokolls) ist ein Frosch am Ende der Metamorphose. Das linke Hinterbein fehlt, das rechte ist viel zu kurz, klumpig, Fuß mit drei verklebten Zehen steif nach innen gestellt, die Oberseite ventral gedreht. Vorderbeine ziemlich normal, aber etwas zu kurz und wie geschwollen. In dem verkrüppelten Hinterbein ist Knorpelskelet und Muskulatur, die keine besonderen histologischen Abnormitäten zeigt, vorhanden. Der linksseitige Lumbosacralplexus ist mit dem rechtsseitigen in Verbindung getreten und versorgt so mit diesem zusammen das rechte Hinterbein. Lumbalnerven und die zugehörigen Spinalganglien sind etwas an Größe reduziert; das Lendenmark ist symmetrisch gebaut, doch offenbar ist die Lendenanschwellung nicht ganz von normaler Stärke.

Das andre Tier (B^{I}_{10} vom 15. 7. 10) ist ein Frosch, der nach ganz beendeter Metamorphose vom 20. 6. 10 bis 15. 7. 10., also 25 Tage, am Leben erhalten wurde. Das linke Hinterbein fehlt; die drei andern Beine sind normal. Die Untersuchung ergab nichts Besonderes.

B. Zustand des Gehirns bei der Reihe B^{II}.

Die Ausbeute der Reihe B^{II} war wenigstens in einem Teil der Fälle eine sehr gute. Wenn hier, um Zeit zu sparen, weniger Individuen untersucht wurden, so wird das vollauf wett gemacht durch die Stärke und Übereinstimmung der hier beobachteten Formreaktionen.

Fall I. B^{II}_{3} vom 9. 6. 10.

Körperlänge mit Ruderschwanz 32 mm; bis zum After 14 mm. Das Züchtungsprotokoll vermerkt über die Konservierung 51 Tage

nach der Exstirpation: vor einer Stunde lebte das Tier noch und reagierte lebhaft auf Reize; dann bewegungslos im Becken liegend mit nur sehr schwacher Herztätigkeit; konserviert. Ruderschwanz kaum reduziert; rechtes Vorderbein frei, linkes noch nicht. Linkes Hinterbein fehlt; rechtes krüppelig, zu kurz, dabei aber dick. Fuß mangelhaft mit vier undeutlich gesonderten verwachsenen Zehen. Der Konservierungszustand erweist sich bei der Untersuchung als gut.

In dem als krüppelig bezeichneten rechten Hinterbein sind Knorpelskelet, Muskeln und Nerven vorhanden. Letztere machen einen durchaus normalen Eindruck, nicht aber die Knorpelteile. Diese sind im Vergleich zu normalen Tieren zu dick, abnorm gekrümmt und zu kurz; namentlich die Gelenkteile erscheinen wie geschwollen. Das gleiche gilt für das nur halbseitig (rechts) vorhandene Beckenskelet. Die rechtsseitigen Lumbalnerven bilden einen normalen Plexus und treten zu großen Spinalganglien in Beziehung, die keine auffallenden Erscheinungen erkennen lassen. Die einzelnen Nerven bleiben nur wenig hinter dem normalen Durchmesser zurück.

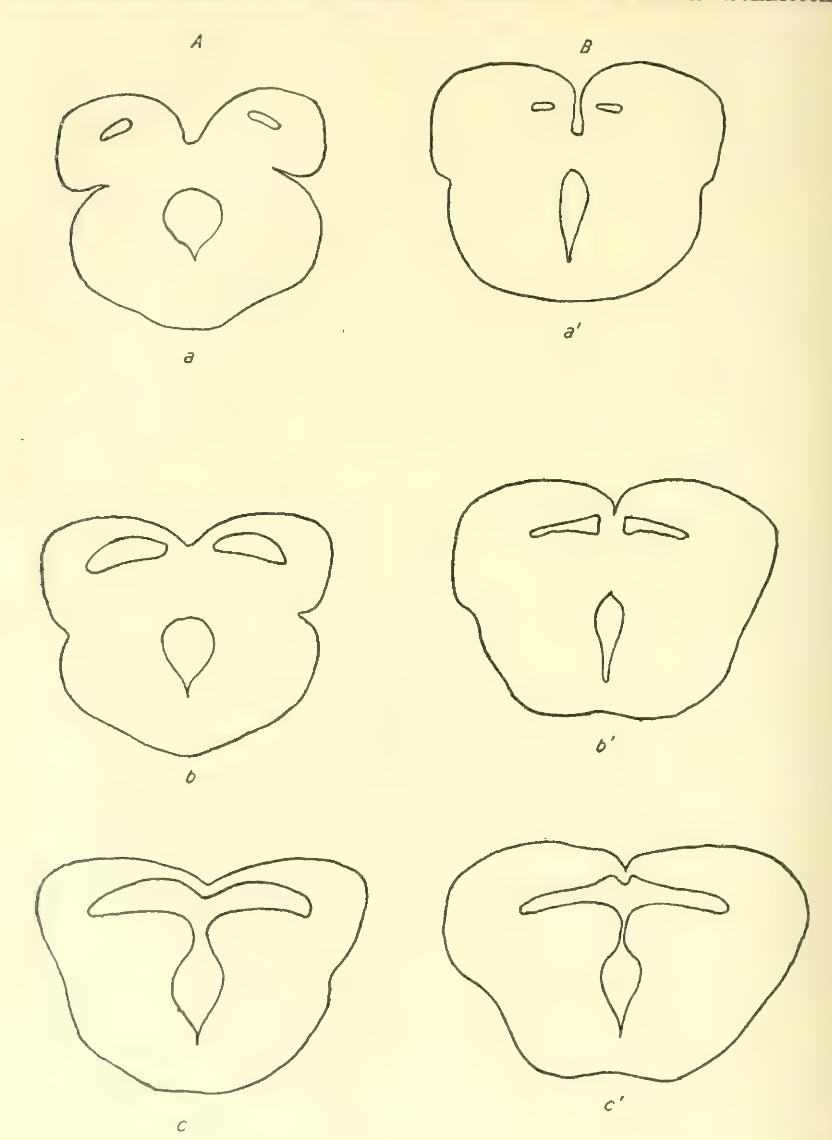
Von dem linken Hinterbein ist nichts vorhanden. Die sehr dünnen linksseitigen Lumbalnerven, denen sehr kleine Spinalganglien entsprechen, endigen nach der Plexusbildung in der oben S. 237 geschilderten Weise in dem Bindegewebe neben dem caudalsten Teile der Leibeshöhle.

Das Lendenmark zeigt ziemlich starke einseitige Formreaktion, indem die linke Hälfte hinter der rechten in typischer Weise zurückgeblieben ist. Ferner ist eine Beobachtung zu vermerken, die hinsichtlich der Mißbildung des rechten Hinterbeins von Interesse ist; nämlich die großen motorischen Ganglienzellen des rechten Vorderhornes sind hier mit Hämatoxylin außerordentlich blaß gefärbt, Zellleib wie Zellkern, während sie sich sonst kräftig zu tingieren pflegen. Daß dieses Verhalten nicht auf die Konservierung zurückzuführen ist, geht aus dem Umstande hervor, daß z. B. die Ganglienzellen der Oblongata im selben Objekt ganz normale starke Färbbarkeit aufweisen.

Die Knorpelteile des Schultergürtels sind auffallend plump; die Vorderbeine wurden aus technischen Gründen an der Schulter abgeschnitten, so daß über sie nichts ausgesagt werden kann. Die motorischen Ganglienzellen des Halsmarks sind ganz wie die entsprechenden Zellen im Lendenmark auffallend blaß gefärbt.

Weitere Abnormitäten zeigen sich dann erst wieder im Gehirn. Medulla oblongata und Cerebellum sind normal gebaut. Dafür zeigt aber das Mittelhirndach ein um so schärfer hervortretendes anor-

males Verhalten. Besser als eine Beschreibung werden die Fig. 39—42 die Beschaffenheit dieses Hirnteils erläutern. Den beiden Schnitten

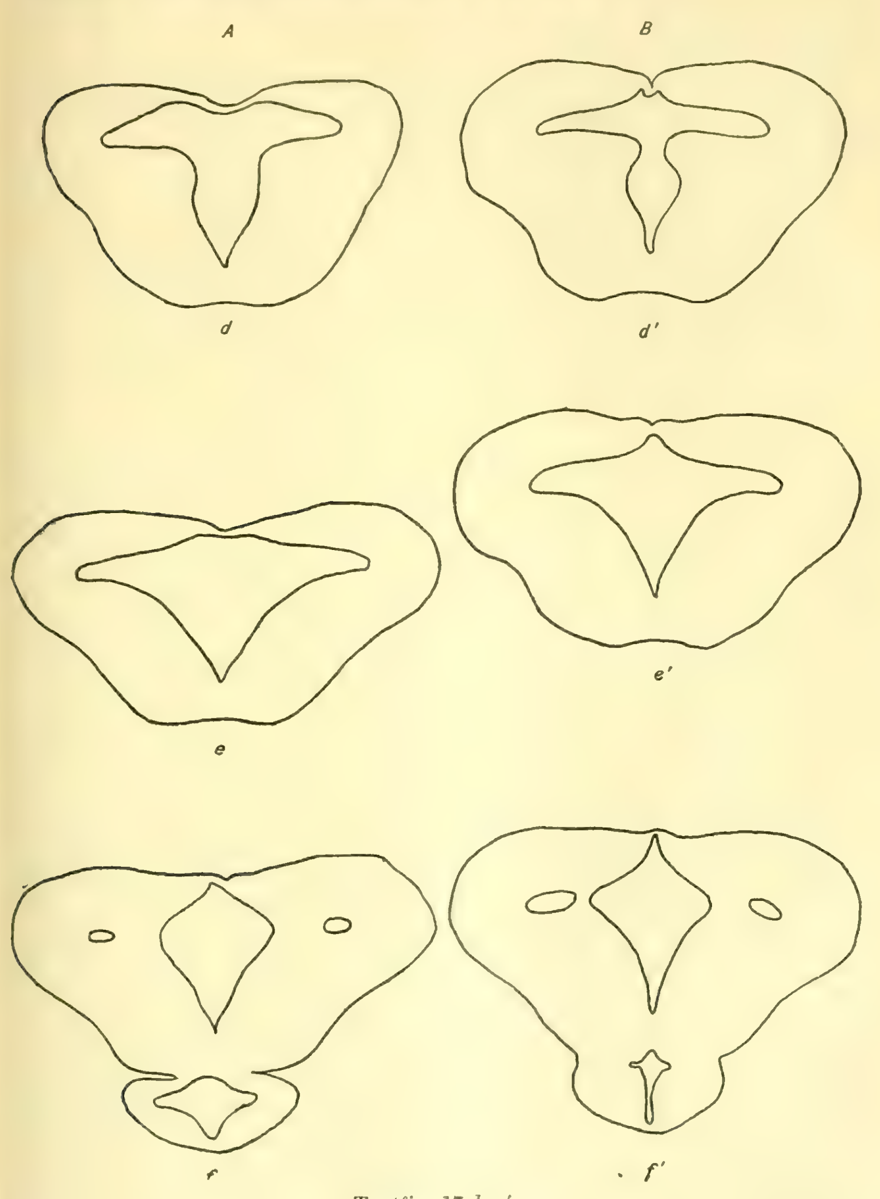


Textfig. 17 *a*—*c*.

Gegenüberstellung einer Anzahl Querschnitte durch das Mittelhirn eines Frosches mit primär fehlendem linken Hinterbein und gleichzeitiger Kümmerung der andern Beine (A; Fall I, Reihe B^{II}) und eines normalen Frosches (*B*). Vergr. 31.

durch das Mittelhirn des hier in Rede stehenden Objektes (Fig. 40 u. 42)

seien möglichst entsprechende Schnitte durch ein normales Gehirn zu besserem Vergleich gegenübergestellt (Fig. 39 u. 41).



Textfig. 17 *d—f*.
Erklärung voranstehend auf S. 274.

Die Art der Formreaktion gleicht durchaus den bei der Reihe B^I

beschriebenen, nur ist hier die anormale Formbildung viel schärfer ausgeprägt als in den besprochenen Fällen, die tatsächlich erst mit Hilfe des hier zur Untersuchung vorliegenden Falles als abnorme Bildungen erkannt wurden.

In der Umgebung der Medianebene ist das Mittelhirndach oder vielleicht deutlicher ausgedrückt, das Dach beider Lobi optici in ganz auffallendem Grade anormal verdünnt, und außerdem erscheinen auch die Lobi, namentlich in ihren hinteren Bezirken im ganzen verkleinert. Verfolgt man die Querschnittserie in der Richtung vom Klein- zum Zwischenhirn (Textfig *a*—*f*) und vergleicht sie zugleich mit möglichst entsprechenden Schnitten einer normalen Serie, so sieht man, daß nicht nur die Dicke des medianen Mittelhirndaches bei dem operierten Tiere hinter der normalen Stärke zurückgeblieben ist, sondern daß auch seine Differenzierung in die einzelnen Schichten eine unvollkommenere zu nennen ist.

Die dem Kleinhirn zugewandten Pole der Lobi optici klaffen in der Medianen weiter auseinander als im normalen Verhalten, eben weil das Dach beiderseits verdünnt ist. Sehen wir von den allercaudalsten Teilen der Lobi, die auf Querschnitten nur schwer zu untersuchen sind, einmal ab, so kann man auf dem vorliegenden Entwicklungsstadium normalerweise dort, wo die Ventrikelteile der Lobi ein deutliches Lumen zeigen, sechs Schichten des Daches unterscheiden, zu denen das den Ventrikel auskleidende Epithel als siebentes kommt (Fig. 39). Von außen nach innen folgen: eine Faserschicht, eine dünne, nicht sehr dichte Zelllage, wieder eine Faserschicht, dann zwei mächtige Zellschichten, die durch eine ganz dünne Lage von Fasern getrennt werden, und endlich das Ventrikelepithel. Die inneren Zellschichten reichen nur wenig an Dicke abnehmend bis zur Medianen, die drei äußeren Schichten verstreichen nach der Medianen zu allmählich. In der entsprechenden Gegend des abnormen Gehirns (Fig. 40) dagegen sind im Dache der Lobi beiderseits nur (außer dem Ventrikelepithel) drei deutlich gesonderte Schichten zu zählen, die namentlich in den medianwärts gewandten Teilen an Mächtigkeit weit hinter der Norm zurückbleiben; die äußere Faserschicht fehlt oder ist doch so reduziert, daß sie bei schwächerer Vergrößerung keine Rolle spielt; es liegt zu äußerst die lockere Zellschicht, dann folgt eine dünne Faserschicht und auf diese die besonders medianwärts im Querschnitt stark verdünnten inneren Zellschichten, die nicht durch die dünne Faserschicht in zwei gegliedert sind. Weiter nach vorn erhält sich dieses Verhalten des Daches in den median-dorsalen Teilen eine große Strecke weit. Wo das Lumen der

Lobi mit dem Hauptraume des Ventrikels in Verbindung tritt (vgl. hierzu die Fig. 41 u. 42), besteht der mediane Teil des Daches nur aus einer Zellschicht mit ganz dünnem Faserbelag. Es gleicht hier ganz und gar dem Zustande auf dem Operationsstadium (vgl. Fig. 2). Die Fig. 42 läßt mit zwingender Deutlichkeit im Vergleich zu dem normalen Schnitt der Fig. 41 die Abweichungen von der Norm erkennen. In den lateral-dorsalen Teilen des Daches tritt nach vorn zu allmählich auch die äußere Faserschicht auf; ebenso werden dann die inneren Zellschichten durch die erwähnte dünne Faserschicht halbiert. Die ersten Ansätze zu beiden Faserschichten zeigt schon Fig. 42. Weiter vorn sind dann lateral und lateral-dorsal alle sechs Schichten des normalen Daches vorhanden, die aber alle und insbesondere die innerste Zellschicht nach der Medianen zu allmählich dünner werden, so daß die Formreaktion im medianen Gebiet des Mittelhirndaches bis dahin verfolgt werden kann, wo zwischenhirnwärts das Lumen der Lobi optici aufhört (vgl. Fig. 43 u. 44). Bei der Durchsicht der Serie will es manchmal scheinen, als ob auch die basalen Mittelhirnteile abnorme Ausgestaltungen aufweisen, doch läßt es sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls erscheinen beide Hirnhälften symmetrisch.

Während in allen bis jetzt beschriebenen Fällen am Zwischenhirn irgendwelche Abnormitäten mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden konnten, zeigt das hier in Rede stehende Objekt im Bereich des Lobus infundibuli eine unbestreitbare Asymmetrie (Fig. 45), wie eine solche sonst nicht zur Beobachtung gekommen ist. Diese Asymmetrie erstreckt sich von dem vorderen Ende der Pars libera infundibuli über die Pars affixa bis an die Regio chiasmatica und kommt dadurch zustande, daß rechts in den Seitenteilen des Infundibulums sowohl mehr Fasermassen als auch Ganglienzellen vorhanden sind als links, wie die Fig. 45, die aus dem mittleren Teile des in Frage kommenden Gebietes entnommen ist, deutlich zur Anschauung bringt. Insbesondere fällt auch rechts eine abgesprengte Zellgruppe auf (z), die links zwar auch vorhanden ist (z^1), aber nur in sehr schwacher Entwicklung. Weiter vorn nimmt die Asymmetrie der Zellmassen ab, so daß rechts nur noch die Faserteile bedeutend überwiegen.

Wenn es sich auch hier nur um einen vereinzelten Befund handelt, so scheint er doch sehr der Beachtung wert. An ein Kunstprodukt ist nach der Beschaffenheit des Präparates nicht zu denken.

Ob das Vorderhirn Abweichungen von der Norm aufweist, wage ich nicht zu entscheiden. Zwar erscheinen die Querschnitte der beiden Hemisphären dem Auge unwillkürlich als etwas zu klein, aber da die

Anordnung der Zellen und Fasern keinen wesentlichen Unterschied von einem normalen Vorderhirn erkennen läßt — wobei zu beachten ist, daß die Form des Ventrikels, z. B. ob im Querschnitt schmal oder breit usw., verhältnismäßig großen individuellen Schwankungen unterworfen ist, die Unterschiede vortäuschen können — mag es hier dahingestellt bleiben, ob das Vorderhirn eine Formreaktion besitzt, da nicht unbedingt sichere Beobachtungen gar keinen Wert haben.

Fall II. B_1^{II} vom 4. 6. 10.

Es ist ein Frosch mit teilweise reduziertem Ruderschwanz, 45 Tage nach der Operation; Länge 35 mm, bis zum After 15 mm; Vorderbeine frei und beim Schwimmen in Gebrauch; linkes Hinterbein fehlt vollständig; das rechte sieht krüppelhaft aus und besitzt nur drei Zehen; es bleibt beim Schwimmen in Ruhe. Da das Tier als eins der ersten konserviert wurde, als die Verkrüppelungen der nichtoperierten Beine noch nicht aufgefallen waren, enthält das Züchtungsprotokoll keine weiteren Angaben. Das Rückenmark wurde nicht untersucht.

Nur das Mittelhirn ist abnorm gebaut; der Befund stimmt so sehr mit dem des Falles I überein, daß eine nähere Beschreibung unnötige Wiederholung wäre. Das Zwischenhirn ist aber, wie noch ausdrücklich bemerkt sei, normal.

Fall III. B_2^{II} vom 7. 6. 10.

Frosch gegen Ende der Metamorphose, 49 Tage nach der Operation; die Schwanzreduktion hat begonnen. Die beim Schwimmen gebrauchten Vorderbeine normal, wenn auch etwas schwächlich. Das linke Hinterbein fehlt, das rechte ist krüppelhaft, nicht in Gebrauch; der Fuß hat nur drei Zehen. Das Bein ist viel zu kurz (etwa 3 mm lang) und krankhaft in den Gelenken geknickt. Ganze Länge des Tieres 37 mm, ohne Schwanz 12 mm.

In dem verkrüppelten Hinterbein ist im proximalsten Teil die Muskulatur verhältnismäßig reichlich entwickelt, während sie schon am Unterschenkel sehr spärlich, fast garnicht vorhanden ist. Die knorpeligen Skeletteile sind zu kurz und dick, ebenso der nur rechtsseitig vorhandene Beckengürtel, der den Querfortsatz des neunten Wirbels nicht erreicht. Nerven treten in normaler Weise in das Bein ein. Im übrigen bietet das periphere und spinale Nervensystem gegenüber den Fällen einseitiger Reaktion nichts Besonderes, nur daß der Unterschied zwischen rechts und links im peripheren System sowohl wie in den Spinalganglien und im Rückenmark nicht so groß ist, wie in den typi-

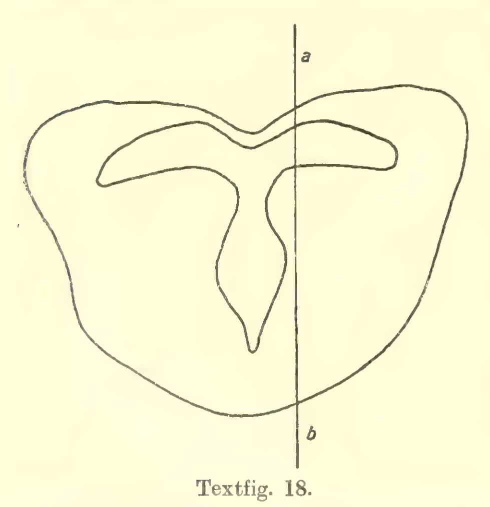
schen Fällen der Reihe B^0, so daß also auch die zu dem verkrüppelten Beine in Beziehung stehende Hälfte des Nervensystems nicht ihre normale Größenentwicklung erfahren hat. Die Ausgestaltung des Gehirns stimmt durchaus mit der des Falles I und II überein (bezüglich des ersteren aber ohne das Verhalten des Diencephalon), nur ist die Reaktion im Mittelhirndach schärfer ausgeprägt als in Fall II und beschränkt sich etwas mehr auf die medianen Teile als bei Fall I (Fig. 46), ist dafür aber beiderseits sehr charakteristisch, wie ein Vergleich der Fig. 46 und 39 zur Genüge ergibt. Oblongata, Cerebellum und Diencephalon erscheinen normal. Insbesondere ist auch die bei Fall I als »abgesprengt« bezeichnete Zellgruppe im basalen Teile des Zwischenhirns beiderseits gleichartig vorhanden. Im Gegensatz dazu möchte ich das Vorderhirn beiderseits als zu klein geblieben und nicht ganz normal geformt ansprechen, doch fehlt dafür ein absolut sicherer Maßstab. Auch eine Messung, die sich auf relative Maße stützt, wie sie zwischen zweien nur durch die Gesamtgröße unterschiedenen Objekten durchführbar ist, erscheint aussichtslos, da der Querschnitt der Hemisphären ein stark variierendes Bild bietet. Insbesondere ist bald der Querschnitt des Ventrikels mehr breit, bald mehr schmal, wodurch natürlich die Gesamtform der Hemisphäre beeinflußt wird. Man vergleiche z. B. meine Fig. 47 mit der Fig. 29 der zweiten Abteilung von Ecker-Wiedersheims Anatomie des Frosches (S. 107). Im vorliegenden Falle erscheinen die Hemisphären dorsal zu flach, der dorsalwärts vom Sulcus intermedius (*si*) liegende Bezirk (die Pars pallialis, *pp*) als relativ zu klein. Man vergleiche zu diesem Zwecke relativ die Fig. 47 und 48, welche möglichst einander entsprechende Schnitte von einem normalen Tier und von dem vorliegenden Untersuchungsobjekt darstellen. Durch Verkleinerung welches Pallialteiles im einzelnen die erwähnte Verkleinerung zustande gebracht ist, mag dahingestellt bleiben. Die häutige Schädeldecke liegt im Präparat dem Vorderhirn dicht auf, und man könnte auf den Gedanken kommen, dadurch sei das Gehirn deformiert worden. Doch ist dem entgegen zu halten, daß die Schädeldecke häutig ist und nicht nur deshalb nachgiebig, sondern auch noch in Falten liegt, so daß sie dem Gegendruck des wachsenden Hirns in der Tat ausweichen mußte; ferner hat auch so das Hirn Platz genug in der Kapsel, da unter seiner Basis freier Raum liegt. Immerhin mag bei der Schwierigkeit der völlig einwandfreien Begründung und der Neuheit des Gegenstandes die geschilderte Verkleinerung der Hemisphären nur als wahrscheinlich hingestellt werden, insbesondere auch, weil ein gleicher Fall vorläufig nicht zur Beobachtung gekommen ist. Im

vorderen Drittel machen die Hemisphären mehr und mehr einen normalen Eindruck.

Fall IV. B_4^{II} vom 11. 6. 10.

Die nähere Beschreibung des Objektes und ein Photogramm des rechten Vorderfußes (Fig. 18) haben schon bei Besprechung der Extremitätenmißbildungen oben Platz gefunden (S. 231). Hier genügt zu bemerken, daß der vorliegende Frosch am Morgen tot im Aquarium gefunden wurde, aber noch vollständig frisch war, so daß die sogleich vorgenommene Konservierung noch ein brauchbares Untersuchungsobjekt lieferte. Da dieses Objekt in eine Sagittalserie zerlegt wurde, ist aus technischen Gründen das distale Rückenmark nicht mitgeschnitten.

Bei einer sagittalen Längsserie ist naturgemäß ein Vergleich zwischen rechter und linker Hälfte des Tieres erschwert. Dafür erhält man aber eine bessere Anschauung von der Erstreckung der Abnormitäten in der Richtung der Längsachse. Insbesondere kommt die bei den vorstehenden Fällen schon genugsam beschriebene typische Abnormität des Mittelhirndaches in den vorliegenden Präparaten gut zum Ausdruck. Ich begnüge mich damit, um nicht in überflüssige Wiederholung zu verfallen, zwei Photogramme nebeneinander zu stellen; das eine (Fig. 49) bringt einen Sagittalschnitt durch das Mittelhirn eines normalen Frosches von entsprechendem Entwicklungsstadium, das andre (Fig. 50) einen solchen von dem hier vorliegenden Untersuchungsobjekt. Beide Schnitte gehören der linken Körperhälfte an und liegen außerhalb des basaleren Anteiles des Mittelhirnventrikels, also ein ganzes Stück lateral von der Medianen, so daß nur der Lobus opticus ein Lumen zeigt, die basalen Mittelhirnteile aber massiv erscheinen. Die ungefähre Lage des Schnittes bezogen auf einen Querschnitt zeigt Textfig. 18, die denselben Schnitt darstellt wie Fig. 42.



Textfig. 18.
Veranschaulichung der Lage (*ab*) der Sagittalschnittes der Tafelfig. 50. Vergr. 42.

Die Reaktion im Mittelhirn ist auch hier beiderseitig, doch scheint es, als ob links von der Medianen das Mittelhirndach etwas stärker verdünnt sei als rechts. Die Dickenminderung und die Vereinfachung der Schichtung erstreckt sich fast über die ganze Längsrichtung des Mittelhirns und stimmt durchaus mit den beschriebenen Fällen überein.

C. Zustand des Gehirns bei der Reihe D^I.

Fall I. D^I_7 vom 9. 6. 10.

Frosch gegen Ende der Metamorphose; seit der Exstirpation der linken Vorderbeinanlage sind 57 Tage verflossen; der Schwanz ist etwa halb reduziert; linkes Vorderbein fehlt, rechtes ist zu kurz und zu dünn; mit Rücksicht auf den sonst weit vorgeschrittenen Ausbildungszustand des Frosches macht es den Eindruck, als ob diese Extremität in der Entwicklung auf einem früheren Stadium stehen geblieben sei; es sind nur drei unvollkommen gesonderte winzige Zehen vorhanden. Die Hinterbeine sind beide krüppelig, alle Teile zu kurz; die Füße sind rudimentär mit nur angedeuteten Zehen. Die Hinterbeine werden beim Schwimmen wenig oder kaum gebraucht. Ganze Länge des Objekts 29 mm, ohne Schwanz 12 mm.

Wie gleich hervorgehoben sei, zeigt außer dem Mittelhirndach kein andrer Hirnteil eine erkennbare Abnormität. Das Dach des Mesencephalon zeigt die uns genugsam begegnete Mißbildung, daß beiderseits besonders in den hinteren Bezirken, in denen die Lumina der beiden Lobi optici nicht mehr unmittelbar miteinander in Verbindung stehen, die medianwärts gewandten Partien des Daches abnorm dünn erscheinen, und nicht nur das, sondern auch, daß eine Beeinträchtigung der Schichtung zu vermerken ist (Fig. 51). Zwar ist die Formreaktion nicht so einschneidend, wie wir sie in einigen Fällen beim primären Ausfall eines Hinterbeins kennen gelernt haben, aber nichtsdestoweniger sehr charakteristisch. Man vergleiche nur dazu den normalen Schnitt der Fig. 39. Die Minderung der Wanddicke und im Zusammenhange damit der Schichtung reicht nicht soweit lateral und nach vorn als in der Reihe B und erscheint im vorliegenden Falle in der linken Hirnhälfte bedeutender als in der rechten. Auf dem abgebildeten Schnitte tritt dies recht deutlich zutage. Links fehlt median-dorsal und dorsal die äußere Faserschicht des Daches; die mehrfach erwähnten beiden inneren Zellschichten sind nicht durch Fasern voneinander getrennt, während dies rechts wenigstens im lateralen Bezirk der Fall ist und hier auch dorsal-lateral die äußere Faserschicht vorhanden ist. Die Gesamtverjüngung des Querschnitts der der Medianen zugewandten

Dachteile ist rechts wie links augenfällig. Weiter nach vorn verliert sich die Abnormität allmählich, indem sie mehr und mehr auf die mediansten Partien beschränkt wird, um schon etwas weiter rückwärts als in der Reihe B zu verschwinden. Nach hinten greift die abnorme Bildung über auf die Polkappen der Lobi optici; besonders das Fehlen der äußersten Faserschicht wird dort noch ausgeprägter als auf dem abgebildeten Schnitte.

Was Skelet, Muskulatur, peripheres und spinales Nervensystem anlangt, so bietet der vorliegende Fall in der Schultergegend das typische Bild, wie es beim primären Fehlen des linken Vorderbeins gefunden wird, so daß ein Eingehen darauf erübrigt. Das Lendenmark wurde nicht untersucht, da nach Analogie andrer ähnlicher Fälle an ihm nichts besonderes zu erwarten ist.

Fall II. D_3^I vom 7. 6. 10.

Seit der Operation sind 55 Tage verflossen; der Ruderschwanz ist auf etwa zwei Drittel seiner Länge reduziert; linkes Vorderbein fehlt, rechtes ein wenig zu dünn und zu kurz mit nur drei Zehen. Die Hinterbeine zeigen Klumpfüße, da die Zehen äußerlich nicht gesondert und die Schenkel zu kurz und zu schwach sind. Ganze Länge des Tieres 38 mm; bis zum After 12 mm.

Das Gehirn weicht in genau der gleichen Weise von der Norm ab wie beim eben besprochenen Falle I. Eine nähere Schilderung wäre daher eine überflüssige Wiederholung. Statt dessen sei noch ein Schnitt durch das Mittelhirn abgebildet, der die Abnormität des Daches weiter vorn zur Anschauung bringt (Fig. 52). Er entspricht dem normalen Schnitt der Fig. 41. Verglichen mit dem entsprechenden Schnitt der Reihe B (Fig. 42) erscheint die Abnormität gering und hauptsächlich auf den mediansten Teil beschränkt. Auffallend ist die starke Lückenbildung in der dem Ventrikel benachbarten Zellschicht. Ferner ist ein anormaler Gefäßreichtum zu verzeichnen, der namentlich im Diencephalon und ganz besonders im Telencephalon vorhanden ist, so daß die Schnitte durch letzteres infolge der vielen Lumina der Gefäße ein ganz fremdartiges Aussehen erhalten.

Das Halsmark zeigt typische abnorme Beschaffenheit, ebenso die in Frage kommenden Spinalganglien, doch ist der Unterschied zwischen links und rechts nicht ganz so groß wie in den typischen Fällen der Serie 0.

Die auch sonst in entsprechenden Fällen links vorhandene Scapular-

spange erscheint hier in ihrem ventralwärts gewandten Ende plump und auffällig dick.

Die Hinterbeine besitzen Muskulatur, die an den distaleren Gliedern der Extremitäten sehr wenig, fast garnicht entwickelt ist, und ein plumpes mißgestaltetes Knorpelskelet. Die Lumbalnerven treten in normaler Weise ein. Lumbalganglien und Lendenmark, ebenso die zugehörigen Nerven sind gut ausgebildet, doch ist die Lendenanschwellung vielleicht etwas unter normaler Größe geblieben.

Von der Reihe D^{I} wurden außer den beiden beschriebenen noch 5 weitere Fälle untersucht; einer davon mußte wegen technischer Mängel der Serie von der näheren Untersuchung ausgeschlossen werden. Eine abnorme Gehirnbildung wurde mit Sicherheit bei keinem der vier übrigen Tiere festgestellt. Damit geht die Tatsache parallel, daß bei dreien von diesen Tieren nur das linke Vorderbein fehlt, während die drei andern Beine gar keine oder nur sehr geringe Abweichungen von der Norm aufweisen. Diese Tiere ähneln also sehr den Individuen der Reihe D^{0} (1909), die einseitige oder gar keine Formänderung des Hirns zeigen. Etwas anders verhält es sich allerdings mit dem vierten Exemplar, das an den drei vorhandenen Extremitäten Mißbildungen aufweist, die sich aber nur auf die distalen Glieder (am rechten Vorderbeine nur auf die Zehen) beschränken und auch im ganzen nur als ziemlich gering zu bezeichnen sind. Jedenfalls ist die Tatsache zu vermerken, daß hier bei einem fehlenden und drei in geringem Grade mißgebildeten Beinen (schwacher Klumpfuß) das Gehirn keinen abnormen Bau erkennen läßt.

D. Zustand des Gehirns in der Reihe D^{II}.

Von der Reihe D^{II} soll schließlich noch ein Fall herangezogen werden, der gänzlich mit den schon bekannten übereinstimmt. Daher mag die Darstellung auch auf diesen einen Fall beschränkt bleiben.

Die Beschreibung des Tieres (D^{II}_{1} vom 12. 6. 10.) ist bereits oben gegeben worden (S. 232); die drei vorhandenen höchst mißgebildeten Beine sind auf den Fig. 19 und 20 abgebildet. Seit der Operation sind bis zur Konservierung 54 Tage verstrichen. Die Konservierung erfolgte unmittelbar nach dem aus unbekannter Ursache eingetretenen Tode; die postmortalen Veränderungen sind aber erst so gering, daß das Objekt noch zur Untersuchung brauchbar ist.

Die stark verkrüppelten Hinterbeine (Fig. 20) besitzen Skelet, Muskeln, Nerven und Gefäße. Die knorpeligen Skeletstücke sind zu

kurz und zu plump, außerdem mit anormalen Verdickungen und Krümmungen behaftet. Das gleiche gilt von den Beckenteilen. Nur der Oberschenkel ist ziemlich normal gelagert, die übrigen Knorpelteile weichen in ihrer Anordnung und Form derartig von der Norm ab, daß nur eine plastische Rekonstruktion eine Vorstellung von ihren Lagerungsverhältnissen und eine sichere Identifizierung ermöglichen würde. Daß dementsprechend die topographische Anordnung der Muskeln eine ebenfalls abnorme ist, wird ohne weiteres einleuchten; im einzelnen darauf einzugehen, liegt nicht im Rahmen dieser Untersuchung. Zu bemerken ist noch, daß in den distalen Teilen die Muskulatur relativ schwächer entwickelt ist als in den proximalen. Über die peripheren Lumbalnerven ist wenig zu sagen; Degenerationserscheinungen sind an ihnen nicht zu bemerken; die Plexusbildung ist beiderseits normal; nur der Durchmesser der Nerven ist geringer als sonst auf diesem Entwicklungsstadium. Auch die drei lumbalen Spinalganglien müssen als etwas zu klein angesehen werden. Schwierig gestaltet sich die Feststellung, ob die Lendenanschwellung unter der Norm zurückgeblieben ist, weil man mehr auf einen allgemeinen Vergleich als auf Messungen angewiesen ist. Wenn man aber bedenkt, daß die Wurzeln der Spinalnerven offenbar zu schwach sind, als daß ihnen normaler Durchmesser zugesprochen werden kann, so dürfte man schon daraus eine Minderung der Lendenanschwellung postulieren, die allerdings nicht allzu weitgehend ist, da die graue Substanz des Rückenmarks jedenfalls nicht stark gemindert ist.

Für das krüppelige rechte Vorderbein gilt das schon von den Hinterbeinen betreffend Skelet und Muskeln Gesagte. Das Halsmark zeigt ebenso wie der Plexus brachialis und die zugehörigen Spinalganglien (insbesondere das dritte) stark einseitige Formminderung auf der Amputationsseite in typischer Weise. Das Gleiche ist vom Schultergürtel zu sagen.

Der Befund am Gehirn stimmt so sehr mit dem im Vorhergehenden kurz beschriebenen des Falles II der Reihe D^{I} überein, daß hier eine Schilderung unterbleiben kann. Nur am Mittelhirndach konnte in genau gleicher nur vielleicht noch schärfer ausgeprägter Form eine Abnormität nachgewiesen werden, wie sie Fig. 52 von jenem Fall II der Reihe D^{I} zur Anschauung bringt.

Mit dem zuletzt gegebenen Befund an einem Exemplar der Reihe D^{II} mag die Beschreibung der Tatsachen geschlossen werden. Das darin

niedergelegte Material wird vollauf genügen, in die Erörterung von mancherlei Fragen einzutreten.

IX. Zusammenfassung der Befunde an Serie I und II und Vergleich mit Serie 0.

Fassen wir kurz die Befunde am Material der Serien I und II zusammen, so ergibt sich folgendes.

Es wurden insgesamt von dem Material des Jahres 1910 zehn Tiere mit primärem Fehlen des linken Hinterbeines (Serie I [6], Serie II [4]) zur Untersuchung benutzt, dabei wurde das Rückenmark nur von sechs Exemplaren in den Kreis der Betrachtung gezogen. Die Befunde am Nervensystem weisen in allen Fällen eine gute Übereinstimmung auf. Die sechs untersuchten Rückenmarke zeigten wie auch das periphere System auf der Amputationsseite die typische Formminderung. In zwei Fällen weist das periphere System (Lumbal-Plexus) in soweit ein besonderes Verhalten auf, als der rechte und linke Lumbosacralplexus miteinander in Verbindung getreten sind. Von den zehn untersuchten Gehirnen weichen nicht weniger als sechs sicher von der Norm ab, wobei noch besonders betont werden mag, daß alle vier Gehirne der Reihe B^{II} anormal gebaut sind, während sich in der Reihe B^{I} unter sechs Gehirnen nur zwei anormale fanden. Zu der Reihe B^{II} wurde, woran hier erinnert sei, von allen Operationsreihen das jüngste Material benutzt, so daß ein günstiges Ergebnis nach den Erfahrungen des Vorjahres zu erwarten war.

Auch bei frühzeitiger Exstirpation des linken Vorderbeins finden sich im Centralnervensystem Abnormitäten. Es wurden untersucht sieben Fälle dieser Art, allerdings wurde das Rückenmark nur in drei Fällen berücksichtigt, die sämtlich die typische Abweichung von der Norm auf der Exstirpationsseite vor Augen führen. Abnorme Gehirnbildung wurde bei drei Tieren festgestellt.

Eine recht gute Übereinstimmung zeigt in allen Fällen die Lokalisation der Abnormitäten des Nervensystems. Bei primärem Fehlen des linken Hinterbeins finden sich solche zunächst auf der Amputationsseite im peripheren und spinalen System, ferner im Dachteil des Mittelhirns; als wahrscheinlich mag dahingestellt werden die Mißbildung des Vorderhirns, die wenigstens in einem Falle beschrieben wurde. Ein einziger der zehn Fälle wies außerdem noch eine Anomalie des basalen Bezirks des Diencephalon auf.

Die Tiere der Reihen D zeigen etwas durchaus Entsprechendes. Die Mißbildungen treten auf im Halsmark und im Mittelhirndach.

Nervensystem der Reihen B^I, B^{II}, D^I, D^{II}.

	Gesamtzahl der untersuchten Tiere	Zahl der untersuchten Rücken-marke	Zahl der untersuchten Gehirne	Zahl der Reaktionen im Rücken-mark	Anormale Formbildung des Gehirns: Gesamtzahl	Oblongata	Kleinhirn	Mittelhirn	Zwischen-hirn	Vorderhirn
B^I	6	4	6	4	2	—	—	2	—	—
B^{II}	4	2	4	2	4	—	—	4	1	1
D^I	6	2	6	2	2	—	—	2	—	—
D^{II}	1	1	1	1	1	—	—	1	—	—
	17	9	17	9	9	—	—	9	1	1

Alle anderen Hirnteile wurden in den untersuchten Fällen normal befunden. Die Übereinstimmung mit den Reihen B ist also vollständig gegeben.

In der Lokalisation der mit dem experimentell verursachten primären Fehlen eines linksseitigen Beines zugleich beobachteten Mißbildungen des Centralnervensystems der Serien I und II (1910) stimmt völlig überein mit der Lokalisation solcher Mißbildungen in der Serie 0 (1909). Auch darin zeigt sich das gleichartige der Erscheinung, daß weder hier noch dort irgendwelche Degenerationszeichen auftreten, sondern daß es sich stets im peripheren System sowohl wie auch im centralen nur um einfache geringere Entwicklung der betreffenden Bezirke handelt. Diese geringere Entwicklung besteht sowohl in der Herabsetzung der Größenverhältnisse als auch im Unterbleiben anatomisch-histologischer Differenzierung. Mehr noch als in der Serie 0 (1909) tritt dies letztere an dem Material der Serien I und II (1910) in die Erscheinung; man betrachte nur die Fig. 42.

Ein großer Unterschied an dem Material der beiden Jahre muß aber eigens hervorgehoben werden. In der Serie 0 (1909) war die Formminderung der betreffenden Hirnteile eine einseitige zu nennen; nur das Großhirn zeigte Abweichungen in beiden Hemisphären, wobei jedoch die Abnormität

der einen stets überwiegt. So kam das Bild der anormalen Asymmetrie zustande. Anders in den Serien I und II (1910). Die typischen Fälle zeigen stets symmetrische Formminderung im Gehirn, rechts wie links in ziemlich gleichem Grade, wenn auch die Amputationsseite im einzelnen etwas stärker in Mitleidenschaft gezogen sein kann. So entstehen symmetrische Mißbildungen sowohl des Gehirns als auch des Rückenmarks, welche die Durcharbeitung des Materials sehr erschweren. Waren in der Serie 0 die nichtoperierten Beine neben der anormalen Asymmetrie des Nervensystems normal, so korrespondiert in den Serien I und II mit der beiderseitigen Abnormität bestimmter Teile des Nervensystems die starke Mißbildung der nichtoperierten Gliedmaßen, wie sie im einzelnen oben beschrieben und abgebildet sind, eine Erscheinung, die für die entwicklungs-physiologische Seite dieser Untersuchung von allergrößter Bedeutung ist.

Es muß noch erwähnt werden, daß auch in den Serien I und II Fälle zur Beobachtung gelangten, in denen trotz primär fehlendem Bein und trotz Mißbildungen nichtoperierter Gliedmaßen das ganze Hirn als normal erschien oder wo bei zweiseitiger Mißbildung des Gehirns das Rückenmark nur auf der Amputationsseite anormal war. Diese Verhältnisse werden unten zu berücksichtigen sein.

X. Allgemeine Betrachtung der Befunde.

A. Die centripetalen Mißbildungen.

I. Das Fehlen des exstirpierten Beines.

Die experimentelle Grundlage der vorliegenden Untersuchung bestand darin, daß durch (wiederholte) Exstirpation der embryonalen Beinanlage die Entwicklung des betreffenden Beines verhindert wurde. Als erschwerend für den Erfolg der Operationen treten Regenerationen auf, die aber schließlich unterdrückt werden. Ob in allen Fällen und unter welchen Umständen eine Regeneration der jungen Beinanlage eintritt oder unter welchen Bedingungen eine solche von vornherein ausbleibt, ist dabei nicht mit unbedingter Sicherheit entschieden worden. Auch die Frage, woher die regenerierende Extremität ihren Ursprung nimmt und ob nicht stets ein Rest der ursprünglichen Anlage die Voraussetzung zur Regeneration bildet, ist nicht endgültig beantwortet worden. In der Literatur finden sich nur ungenügende Angaben. U. a. hat BARFURTH (1894; 1906) an Froschlarven verhältnismäßig weit entwickelte Extremitätenknospen amputiert und regelmäßig Regeneration beobachtet. Je älter die Tiere wurden, um so mehr nahm die Regenerationsfähigkeit ab. Ähnliches berichtet BAUER (1905), der

außerdem hinzufügt, daß frühzeitig (im April) geschlüpfte Larven besser regenerieren als solche, die erst später die Eihüllen verlassen haben. Jedenfalls aber konnte oben als wahrscheinlich hingestellt werden, daß unter Umständen eine einmalige Exstirpation genügt, die Regeneration auch an ganz jungen Larven zu verhindern, nämlich dann, wenn kein Rest der auch bei den von mir ausgeführten Operationen schon ziemlich scharf abgegrenzten Beinanlage zurückbleibt. Dieses gänzliche Entfernen der jungen Beinanlage ist aber immer etwas vom Zufall abhängig, da man nie mit Sicherheit entscheiden kann, ob nicht eine oder andre Zelle unversehrt zurückgeblieben ist. Auch Tornier (1896, S. 476) setzt offenbar für das Eintreten der Regeneration einen Gewebsrest des entfernten Gliedes voraus. Allerdings gibt Fritsch (1911) an, daß er bei Fröschen Regeneration des Vorderbeins erhalten habe, obwohl der ganze Schultergürtel entfernt wurde. Dadurch würde der Satz widerlegt, daß ein Organ nur dann regenerieren kann, wenn es nicht vollständig entfernt ist (S. 281). Dem ist aber entgegen zu halten, daß Fritsch die Herkunft des Blastems, das die Regenerationsknospe bildet, unbekannt geblieben ist. Man wird also die Mitteilung mit gewisser Zurückhaltung aufnehmen müssen. Fritsch beruft sich auf Byrnes (1899), die nach gänzlicher Entfernung der Hinterbeinanlagen dennoch eine normale Entwicklung beobachtete. Es wurde aber schon darauf hingewiesen, daß diesen Exstirpationen immer etwas Unsicheres anhaftet; auch in meinen Versuchen trat ja trotz angestrebter gänzlicher Entfernung der Anlagen und trotz gründlicher Operation manchmal Regeneration ein, die erst durch wiederholte Exstirpation verhindert wurde. So ergeben sich als Gründe für das Ausbleiben des in der Anlage exstirpierten Beines zwei Momente: das Fehlen des zur Einleitung der Regeneration notwendigen Anlagenrestes und die allgemein mit steigendem Alter eintretende Abnahme der Regenerationsfähigkeit überhaupt. Wenn so durch gänzliche Exstirpation der embryonalen Beinanlage, sei es in einer oder in mehreren Operationen, die Entwicklung des betreffenden Beines verhindert wird, so folgt daraus, daß die ganz junge Anlage der Potenz nach gleichwertig ist der ausgebildeten Extremität, daß die Anlage also in sich alle die Teile prospektiv enthält, die wir in der fertigen Extremität wiederfinden. Vielleicht nur mit einer Ausnahme, nämlich mit Ausnahme der Nerven, die, wenn die Ausläuferhypothese zu Recht besteht, zur Zeit der Operationen noch in der Anlage fehlen dürften. Wir werden unten noch Gelegenheit haben, auf die Innervation der embryonalen Beinanlage zurückzukommen, ebenso wie auf die Frage, ob für die Regeneration

der noch im embryonalen Zustande befindlichen Beinanlage das Nervensystem eine Rolle spielt, wie es für die Regeneration älterer Extremitäten nach BARFURTH (1901) u. a. anzunehmen ist. Vorläufig mag die Erwähnung dieser Frage genügen. Endlich sei noch bemerkt, daß eine auf stärkerer Inanspruchnahme beruhende Hypertrophie der nicht verletzten normalen Beine infolge Fehlens eines oder mehrerer Beine nicht beobachtet wurde, wohl weil zum Entstehen einer solchen Hypertrophie die Lebensdauer der Frösche nicht ausreichte.

II. Das Verhalten der Extremitätengürtel und der Wirbelsäule.

Wie oben gezeigt wurde, fehlt an der Operationsseite nicht nur das in der Anlage exstirpierte Bein, sondern ist auch der Extremitätengürtel mit seinen Muskeln mangelhaft gebildet, so zwar, daß die betreffende Beckenhälfte in allen Fällen vollständig fehlt, der Schultergürtel aber nur aus einer anormal kleinen morphologisch ungegliederten Knorpelspange besteht . Ferner zeigt die Wirbelsäule dort, wo sie normalerweise mit den Extremitätengürteln in Beziehung tritt, Bildungsdefekte.

Was das Fehlen der Beckenhälfte und die unvollkommene Ausbildung des Schultergürtels anbelangt, so sind bei Erklärung dieser Erscheinung zunächst zwei Gesichtspunkte zu berücksichtigen, nämlich ob der Extremitätengürtel bei der Operation verletzt wird oder ob seine Anlage gar bei der Exstirpation der Beinanlage mitentfernt worden ist.

Zur Zeit der Operation ist von einer irgendwie differenzierten Anlage der Extremitätengürtel noch nichts zu bemerken; an ihrer späteren Stelle liegt noch gleichmäßiges lockeres Mesenchym (vgl. Fig. 1). Bei einer etwaigen Verletzung kann es sich daher nur um Zerstörung eines Teiles derjenigen Zellen handeln, die später die in Rede stehenden Skeletanlagen liefern; eines Teiles nur deshalb, weil die Operationswunde nicht so tief eindringt, daß sämtliche Mesenchymzellen am Ort der späteren Gürtelanlagen vernichtet werden und weil wegen der noch geringen Zahl der Zellen noch gar nicht das ganze Zellmaterial vorhanden ist, hierbei stets vorausgesetzt, daß die Gürtelanlagen aus den an ihrem Ort bereits vorhandenen Mesenchymzellen hervorgehen.

Würde nun eine solche Verletzung das Fehlen der einen Beckenhälfte zur Folge haben können?

Keineswegs; denn bei so frühzeitiger Verletzung der Anlage tritt sicherlich Regeneration ein, die ja auf noch viel späteren Stadien noch regelmäßig einsetzt. Diesen Umstand hat ja u. a. TORNIER (1906)

benutzt, um durch Regeneration operativ verletzter Beckenanlagen bei Knoblauchskröten überzählige Becken und überzählige Gliedmaßen zu erzeugen, und sein Ausgangsmaterial war weiter differenziert als die von mir zu den Versuchen benutzten Formstufen.

Es käme also eventuell eine vollkommene Entfernung der Beckenbildungszellen in Frage, so daß eine Regeneration ausgeschlossen ist. Dabei ist in erster Linie anzunehmen, daß die Gürtelanlage in der topographisch umschriebenen Beinanlage enthalten ist, daß also der Becken- und Schultergürtel aus den Beinanlagen hervorwächst. Die Herkunft der Extremitätengürtel ist keineswegs genügend geklärt, und in der Literatur finden sich darüber nur wenige Angaben.

Nach Kaestner (1893, S. 273) entsteht das Skelet der Extremität und, wie aus dem Zusammenhang entnommen werden muß, auch das Gürtelskelet aus »demjenigen Gewebe, welches als die erste Anlage der Extremität erscheint«. Die Angabe ist aber zu unbestimmt, als daß sie irgendwie beweiskräftig sein könnte. Braus (1906, S. 270) stellt nur fest, daß die Anlage des Gürtelskeletes bei Amphibien in einem Guß und in continuo mit der Anlage der Extremitäten sich bilde. Auch nach der wegen ihrer Unbestimmtheit ebenfalls nicht als endgültig anzusehenden Mitteilung von Tschernoff (1907, S. 601) bildet sich die Beckenanlage aus Fortsätzen der Beinanlage. Auf die genaue Herkunft der Bildungszellen geht Verfasser aber nicht ein, so daß die Angabe für unsre Zwecke nicht von wesentlicher Bedeutung ist.

Auch experimentelle Arbeiten, die allerdings andre Hauptziele hatten, haben in der vorliegenden Frage kein endgültiges Ergebnis geliefert. Zu berücksichtigen sind hier in erster Linie die Transplantationsversuche von Braus (1904, und 1909). In der ersteren Untersuchung (1904, S. 57) gibt Braus an, daß sich an der transplantierten Anlage des Vorderbeins von *Bombinator* »ein typischer Schultergürtel mit Scapula, Coracoid, Procoracoid und den diesen Teilen bei *Bombinator* eignen separaten Knorpelcentren« entwickelt habe. Die zweite Untersuchung (1909) hat das bestätigt. Daraus könnte man auf den ersten Blick folgern, die Uranlage dieser Teile sei mit in der Beinanlage enthalten und so mit dieser transplantiert worden. Dem ist aber entgegenzuhalten, daß bei meinen Exstirpationsversuchen trotz völligen Mangels eines Vorderbeins und trotzdem die Exstirpationen, namentlich in der Reihe D^{II}, sicherlich an jüngerem Material ausgeführt wurden als die Brausschen Operationen, in allen untersuchten Fällen ein zu dem primär fehlenden Bein gehöriges Knorpelstück auftritt, das nichts andres ist, als der mangelhaft entwickelte Schultergürtel. Daraus

kann man also mit ebensolcher Sicherheit schließen, daß die Anlage des Schultergürtels nicht mit der Beinanlage entfernt wurde. An eine ungenügende Entfernung dieser Anlage bei meinen Versuchen ist bei der Gründlichkeit meiner Operationen nicht zu denken.

Verlassen wir nun zunächst die Betrachtung der Extremitätengürtel und wenden wir uns den Verhältnissen der Wirbelsäule zu. An dieser ist besonders auffallend die ungenügende Entwicklung des Querfortsatzes, der die Verbindung mit dem Extremitätengürtel vermittelt. An eine Verletzung dieses Skeletstückes bei der Exstirpation, insbesondere bei der Fortnahme der Hinterbeinanlage, die ganz ventral liegt, ist überhaupt nicht zu denken. Zur Zeit der Operation ist von dem Querfortsatz noch nichts vorhanden; er entsteht erst beträchtlich später.

Der betreffende Querfortsatz, insbesondere der des neunten Wirbels, zeigt nun eine dem Entwicklungsgrad der zugehörigen Gürtelhälfte entsprechende Ausbildung. Ist die betreffende Beckenhälfte garnicht vorhanden, so ist der Fortsatz gegenüber dem der normalen Seite sehr schwach entwickelt; ist das Becken wie bei den Klumpfußbildungen der Serien I und II mangelhaft, so ist er zwar relativ stärker, aber im Vergleich zu normalen Tieren doch ungenügend ausgebildet. Mit andern Worten, zwischen Querfortsatz und Extremitätengürtel besteht eine Korrelation, und zwar eine echte Entwicklungskorrelation, wie die durch das Experiment anormal gestaltete Entwicklungsgeschichte lehrt. Ist aber eine solche Korrelation für diesen Bezirk der Skeletbildung anzunehmen, so besteht keine Schwierigkeit, sie auch für das Fehlen (Becken) bzw. für die mangelhafte Ausbildung (Schultergürtel) des Extremitätengürtels bei primär fehlendem Bein heranzuziehen. Bei fehlender Extremität wird die zugehörige Gürtelhälfte entweder gar nicht (Becken) oder höchst mangelhaft (Schultergürtel) gebildet. Auch die positiven Befunde bei den Transplantationen von Braus können zwanglos in diesem Sinne gedeutet werden. Braus fand (1909), daß sowohl an der Entnahmestelle der transplantierten Vorderextremität wie an der Implantationsstelle ein Schultergürtel entsteht; allerdings ist er an der ersteren Stelle höchst mangelhaft, an der zweiten dagegen wohl zu klein, aber im übrigen typisch gebildet. Sowohl die Mangelhaftigkeit jenes wie die bessere Ausbildung dieses Schultergürtels sprechen ganz und gar für die Abhängigkeit seiner Entwicklung von der Entwicklung der Extremität. Ebenfalls die schon erwähnten Versuche von Tornier (1906) u. a. deuten diese Abhängigkeit an. Wenn auch hier zunächst Regenerationsvorgänge auftreten, so würde ohne Annahme einer korrelativen Entwicklung niemals eine überzählige Extremität

entstehen, denn es handelt sich hier zunächst nur um Regeneration eines Teiles der Beckenanlage, in der die Anlage einer Extremität nicht enthalten ist. Nur dadurch, daß Becken und Extremität in Entwicklungskorrelation stehen, kann die Regeneration bis zur Bildung eines anormalen Beines fortschreiten. Auch der Befund an den in der Natur vorkommenden Mißbildungen steht obiger Deutung der Entwicklungsbeziehungen zwischen den genannten Skeletstücken nicht entgegen. Wenn diese Fälle auch nicht positiv beweisend sind, so liefern sie doch einen Parallelismus der Entwicklung zwischen den hier in Rede stehenden Skeletteilen. Hier sei nur auf einige Fälle hingewiesen. Gurlt (1877) beschrieb eine Ziege, bei der dem sehr verkümmerten Darmbein nur Rudimente von Lendenwirbeln parallel gingen. Tschernyschew (1893) berichtet über eine menschliche Mißgeburt (Fall II), bei der Schulterblatt, Schlüsselbein und Extremität rechts oben fehlten.

Die Mißbildungen, bei denen trotz fehlenden Extremitätengürtels eine normale Wirbelsäule vorhanden ist oder umgekehrt, wie etwa in dem von E. H. Weber (1851) mitgeteilten Falle, bei fehlender Wirbelsäule der Beckengürtel gebildet ist, widersprechen nicht der Annahme oben genannter Korrelation, da es bei diesen Verhältnissen darauf ankommt, wann der eine Korrelationskomponent in der Entwicklung gestört wurde. Es wird unten noch Gelegenheit sein, auf die tiefere Bedeutung dieser Zeit für das Zustandekommen korrelativer Ausfälle und die aus ihrer Verschiedenheit hervorgehende Ungleichheit der späteren Befunde näher einzugehen.

Auf eins sei noch eigens hingewiesen: Pathologische Vorgänge im engeren Sinne des Wortes, also etwa Entzündungen an der Wunde und ihrer Umgebung und damit etwa Hand in Hand gehende krankhafte Veränderungen der Gewebe sind für den Ausfall der besprochenen Skeletstücke nicht verantwortlich zu machen, da alle in Frage kommenden Gewebselemente einen normalen histologischen, gesunden Zustand zeigen. Ebenfalls sind keinerlei degenerative Momente zu verzeichnen.

Müssen so einerseits korrelative Momente für die anormale Bildung bzw. für den Ausfall einzelner Skeletteile herangezogen werden, so ist anderseits die funktionelle Anpassung von wesentlicher Bedeutung für die Abweichungen, welche die vorhandenen Skeletstücke von der normalen Lage und Richtung zeigen. Besonders auffallend ist in dieser Hinsicht die Verschiebung der bei einem fehlenden Hinterbein vorhandenen normalen Beckenhälfte, die wie oben beschrieben derart erfolgt, daß das allein vorhandene rechte Hinterbein in die Medianlinie zu stehen kommt. Diese Verlagerung ist wenigstens zu einem Teil

auf Rechnung der Funktion zu setzen, zum andern Teil jedenfalls aber auch auf den Mangel der andern Beckenhälfte zurückzuführen in dem Sinne, daß in der Entwicklung der wie ein Widerlager wirkende Gegendruck dieser Beckenhälfte ausfällt und daher von vornherein eine Wachstumsverschiebung eintritt, die durch funktionelle Anpassung gesteigert wird.

Neben dem Ausfall von Skeletstücken wurde oben ein solcher von einzelnen Muskeln festgestellt. Für die Beurteilung dieses Verhaltens sind die gleichen Gesichtspunkte maßgebend wie beim Skelet. Diejenigen Muskeln, welche aus der Beinanlage zum Rumpf wachsen, werden nach der Exstirpation dieser Anlage naturgemäß fehlen. Nach den Angaben von KAESTNER (1893, 2, S. 268ff.) gehen alle im Bereich der Hinterextremität vom Stamm zur Extremität oder zu ihrem Gürtel ziehenden Muskeln aus der Anlage des Hinterbeines hervor mit Ausnahme des M. coccygeo-iliacus, der von der Stammuskulatur abzuleiten ist. Dieser letztere Muskel ist in den typischen der obigen Beschreibung zugrunde gelegten Fällen vorhanden, allerdings in etwas mangelhafter Ausbildung; ebenso ist stets vorhanden der schon so frühzeitig angelegte M. rectus abdominis, dessen Genese ebenfalls mit der Beinanlage nichts zu tun hat. Alle andern vom Bein zum Rumpf ziehenden Muskeln fehlen. Dieses Fehlen wird genügend erklärt als unmittelbare Folge der frühzeitigen Beinexstirpation, die erfolgte, bevor diese Muskeln sich aus der Beinanlage ausgeschieden hatten. Am Schultergürtel liegen ganz entsprechende Verhältnisse vor. Was die mangelhafte Bildung des M. coccygeo-iliacus anbelangt, so sind zur Erklärung dieser unvollkommenen Differenzierung neben dem Ausfall einer Funktion korrelative Momente heranzuziehen. Denn das Fehlen einer Funktion genügt nicht, einen primär so mangelhaften Zustand der Differenzierung herbeizuführen, da die Funktion erst auf den Muskel einwirken kann, wenn er in Tätigkeit tritt, also schon bedeutend weit differenziert ist. Daher ist in dem vorliegenden oben beschriebenen Falle das Fehlen der Funktion sehr wohl für die Entwicklungshemmung des genannten Muskels heranzuziehen, aber vorher müssen schon Momente wirksam gewesen sein, welche den Muskel garnicht in vollem Umfange funktionsfähig werden ließen und die durch die negative Wirkung des Funktionsausfalls verstärkt wurden.

Entzündliche Prozesse oder pathologische Bildungen im engeren Sinne sind im Muskelsystem ebenso wenig zu verzeichnen wie bei den anormalen Bildungen des Skelets.

III. Verhalten des peripheren und spinalen Nervensystems.

Wie im ersten Teil dieser Untersuchung auseinandergesetzt wurde, bildet die exstirpierte Beinanlage auch bei den älteren Ausgangsstadien ein durchaus gleichförmiges Gewebe dicht gelagerter undifferenzierter Mesenchymzellen, in dem ein nervöses Gewebe noch nicht nachweisbar ist. Nur bei den ältesten zur Operation benutzten Larvenstadien der Serie 0 konnten in dem proximalsten Teile der die Hinterbeinanlage bildenden Zellanhäufung die Lumbalnerven nachgewiesen werden. Es erheben sich nun im Anschluß daran einige Fragen, die für die Beurteilung der im Nervensystem beschriebenen anormalen Formbildungen nicht ohne Interesse sind und die auf die Grundfragen nach der normalen Entwicklung des peripheren Nervensystems zurückgehen.

Bekanntlich ist die normale Histogenese des peripheren Nervensystems keineswegs mit einiger Sicherheit geklärt, und die wichtigsten Kontroversen stehen hier noch zur Sprache. Für die Ziele der vorliegenden Arbeit genügt es, bezüglich des jetzigen Standes der Forschung auf die zusammenfassende Darstellung zu verweisen, welche Neumayer (1906) in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre gegeben hat, da meine Untersuchung bezüglich der Entwicklung der peripheren Nerven keine neuen Tatsachen ergeben hat und eine wiederholte rein literarische Erörterung der zahlreichen Arbeiten nicht weiter führt.

Der Punkt, auf den es hier ankommt, ist in einigen Fragen am besten charakterisiert: Wie steht das Nervensystem mit der primären Anlage der Beine und wie mit jedem folgenden Regenerate, das in einer oder mehreren Nachoperationen entfernt wurde, in Zusammenhang? Liegt die Endigung des peripheren Nerven schon vor dem Kenntlichwerden in der Beinanlage an der späteren Stelle oder wächst der Nerv in die junge Beinknospe sekundär hinein? Wie erfolgt die Innervation der während der frühen Entwicklung sich etwa bildenden Regenerate? Und endlich: Was wird also bei jeder der Operationen entfernt bzw. verletzt?

Es handelt sich also darum zu wissen, ob die Nerven durch Hineinwachsen in die Beinanlage gelangen, in der ganz jungen Beinanlage also nicht vorhanden sind, oder ob ein primärer Zusammenhang zwischen nervösem Centrum und Peripherie durch unvollkommene Zellteilungen (Plasmodesmen) primär vorhanden ist. Auch die Frage, ob die Nerven als Ausläufer centraler Ganglienzellen oder aus sekundär verschmelzenden Zellen (Zellkettentheorie) entstehen, ist nicht ohne Bedeutung für

uns. In letzterem Falle wären ähnliche Bedingungen gegeben wie bei primärem Zusammenhang von Centrum und Peripherie, da dann bei den Exstirpationen die »peripheren Neuroblasten« mit fortgenommen würden, also in beiden Fällen eine Verletzung des freilich noch als solchen nicht erkennbaren peripheren Nerven einträte. Das letztere wäre auch der Fall bei Beteiligung des Ectoderms an der Nervenbildung.

Hier sei auf einige wenige Untersuchungen hingewiesen, um zu zeigen, wie wenig geklärt die angeschnittenen Fragen sind und wie viele Widersprüche, die ja bei der Schwierigkeit der Materie nicht zu verwundern sind, noch gelöst werden müssen. Die Autoren, welche sich mit der Entwicklung der Beinanlagen bei Amphibien und ihrer Nerven beschäftigt haben, sprechen im allgemeinen von einem Hineinwachsen der Nerven in die Beinanlage. In diesem Sinne sprechen sich aus JORDAN (1888); KAESTNER (1893); TSCHERNOFF (1907); ohne freilich zwingende Belege zu bringen. Denn mit Recht kann man den schon von HENSEN (1864, S. 71) erhobenen Einwand aufrecht erhalten: »Wenn die Embryologen von einem Auswachsen des Nerven in die Extremitäten hinein sprechen, so heißt das doch weiter nichts, als daß zu einer gewissen Zeit der Nerv als Ausläufer des Marks sichtbar wird.« HARRISON (1906) ist an die Frage experimentell herangetreten, indem er jungen Froschlarven, bevor Nerven erkennbar sind, das Rückenmark entfernte. "The result is always the total absence of peripheral nerves, except the cranial" (1906, S. 128). Ferner wurde nach Exstirpation des Rückenmarks ein kleines Stück desselben in das Abdomen der Larven transplantiert. Auch von diesem Stück aus bildeten sich Nervenfasern durch Auswachsen, welche die peritoneale Cavität frei durchsetzten. Präformierte Zellbrücken für diese Nerven erscheinen ausgeschlossen. Daher vertritt HARRISON die Anschauung, daß nervöses Centrum und peripheres Endorgan erst sekundär in Zusammenhang treten. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen ist LEWIS (1907) mit Transplantationen von Gehirnteilen an *Amblystoma*-Larven und *Rana*-Larven gelangt. Die auf fremdes Gebiet verpflanzten Gehirnteile lieferten Nerven, die nicht in vorgebildeten Bahnen, sondern nur durch Auswachsen entstanden sein konnten. Die Verbindung des Nerven mit seinem Endorgan ist sekundär. Nun sprechen aber Versuche von BRAUS (1905, 1 u. 2) dafür, daß schon in der ganz undifferenziert erscheinenden Beinknospe doch schon das Bildungsmaterial für die Nerven enthalten sei. BRAUS hat die jungen Hinterbeinknospen von *Bombinator* transplantiert zu einer Zeit, wo von einem irgendwie differenzierten Nervensystem in den Beinanlagen nichts vorhanden ist.

Trotzdem entstand in der transplantierten Gliedmaße im Laufe der weiteren Entwicklung ein typisches Nervensystem. Von einem Hineinwachsen dieser Nerven aus der Unterlage kann dabei nicht die Rede sein. Daraus folgt also, daß zur Zeit der Transplantation in der scheinbar undifferenzierten Beinanlage bereits die Bedingungen für die Nervenbildung vorhanden waren, und zwar dies lange bevor die Nerven scheinbar durch Auswachsen in die Beinknospe eindringen. So haben also zwei ungleiche Experimente zu ganz verschiedenen Ergebnissen geführt. SPEMANN (1906) hat den Widerspruch zwischen HARRISONS und BRAUS' Ergebnissen dadurch zu beseitigen gesucht, daß er in der Zeit zwischen den Experimenten der beiden Autoren die Nerven in der Beinanlage auftreten läßt. (Die Versuchslarven HARRISONS waren jünger als die von BRAUS). Aber damit ist wenig gewonnen, denn die Anschauung von dem Hineinwachsen der Nerven in die Beinanlage stützt sich doch auf das vom Centrum zur Peripherie fortschreitende Sichtbarwerden des Nerven, das erst wesentlich später erfolgt, als BRAUS die Transplantationen vorgenommen hat; und wie die BRAUSschen Versuche beweisen, sind die »Nerven« schon vor dem Sichtbarwerden vorhanden. Deshalb sind alle direkten Beobachtungen über das Auswachsen der Nerven mit einiger Vorsicht aufzunehmen. Es wäre daran zu denken, daß durch die Entfernung des Rückenmarks in den Versuchen HARRISONS die Entwicklung der peripheren Nerven nicht deshalb gestört wurde, weil sie nicht mehr vom nervösen Centrum auswachsen konnten, sondern weil die Entwicklungsbeziehungen zwischen Centrum und Peripherie gestört wurden, Entwicklungsbeziehungen, die nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung sicher vorhanden sind.

Jedenfalls aber geht aus diesen Erörterungen hervor, daß die Fragen nach der Bildung des peripheren Nervensystems keineswegs gelöst sind, nicht einmal in den Punkten, die für uns hier von Interesse sind. Bei der weiteren Betrachtung sind daher beide Möglichkeiten ins Auge zu fassen, ob das periphere Nervensystem durch die Exstirpation wirklich verletzt oder ob ihm nur dadurch ein Verbreitungsgebiet entzogen wird.

Öfters mußten die Tiere, da Regeneration eintrat, ein zweites Mal oder auch öfter nachoperiert werden. Hierbei muß es ebenfalls unentschieden bleiben, ob bei der Entfernung des Regenerates eine eigentliche Verletzung des peripheren Nervensystems statthat oder nicht. Während über die Regeneration des peripheren Nerven am reiferen Tier viel gearbeitet worden ist (vgl. BARFURTH 1906), hat bis jetzt die Innervation der während der frühen Entwicklung regenerierenden

Extremität keine Untersuchung erfahren. Erfolgt die Innervation des Beines durch Hineinwachsen der Nerven, so ist das junge Regenerat meiner Operationsstadien noch nervenlos. Erst bei Regeneraten an etwas älteren Larven, wie sie in der Serie 0 zur Verwendung kamen, kann man unter Umständen in dem proximalsten Teil der Beinknospe Nervengewebe finden, das sich in nichts von dem ersten Auftreten in der normalen nichtverletzten Beinknospe unterscheidet. In diesen Fällen sowie auch bei den relativ älteren Larven der Serie 0 muß man eine Verletzung des peripheren Systems in seinem distalsten Teile annehmen, eine Verletzung, die aber verhältnismäßig sehr gering ist. Eine dauernde, eigentlich traumatische Schädigung des Nervensystems tritt dadurch nicht ein, denn selbst nach wiederholter Operation geht im Regenerat die Ausbildung der Nerven vor sich, als ob niemals eine Verletzung stattgefunden habe; auch treten irgendwelche entzündliche oder degenerative Prozesse zu keiner Zeit auf.

Bei jeder der Exstirpationen wird also entweder nur ein fest umschriebenes Innervationsgebiet (die Beinanlagen) entfernt oder zugleich auch dem bis dahin periphersten Teile des Nervensystems eine immerhin nicht übermäßig schwere Verletzung zugefügt.

Ist es nun für den Erfolg der Operationen oder für die Charakterisierung dieses Erfolges wesentlich, ob das periphere Nervensystem wirklich verletzt wird oder ob nur das Gebiet, in das es sekundär hineinwächst, vor diesem Hineinwachsen entfernt wird?

Nehmen wir zunächst den letzteren Fall an. Infolge der Operation kommt das betreffende Bein nicht zur Entwicklung. Die zugehörigen Nerven und ihre Centren in den Spinalganglien und im Rückenmark entwickeln sich zwar, bleiben aber sowohl morphologisch als auch histologisch hinter der normalen Ausbildung zurück. Degenerationserscheinungen sind dabei nicht zu verzeichnen. Die Entwicklung des peripheren und spinalen Nervensystems setzt trotz primären Fehlens des Endorgans zwar ein und schreitet auch ein Stück vorwärts, erreicht aber das normale Endziel nicht; die Entwicklung wird vorher gehemmt. Es liegt hier also eine dem primären Fehlen des Endorgans parallel gehende und durch dieses Fehlen veranlaßte Entwicklungshemmung der zugehörigen Nerven und ihrer direkten Centren vor, die auf nichts anderm als auf Entwicklungskorrelation zwischen dem Nervensystem und der Extremität beruht, denn hier zeigt sich eine Entwicklungsabhängigkeit zwischen Endorgan und Nervensystem; wenn jenes sich nicht entwickelt, wird dieses in der Ausbildung gehemmt.

Wenn wir nun die oben als möglich und in einigen Fällen als ziem-

lich sicher hingestellte Verletzung des peripheren Systems bei den Exstirpationen annehmen, so ergibt sich keine andre Auffassung als die eben vertretene. Denn da eine dauernde unmittelbar durch das Trauma hervorgerufene Schädigung des sich entwickelnden Nervensystems nicht zu verzeichnen ist, die Heilung der Wunde übrigens stets sehr schnell und ohne irgendwelche Komplikationen verläuft, so haben wir auch hier eine Parallelentwicklung zweier Komponenten, des Beines auf der einen, des peripheren und spinalen Nervensystems auf der andern Seite. Hinzugefügt mag noch werden, daß sich der Befund in histologischer Hinsicht in nichts von den Fällen unterscheidet, in denen eine eigentliche Verletzung des Nervensystems mindestens zweifelhaft ist. Also in allen Fällen kann man von abhängiger Entwicklung oder korrelativer Entwicklung des Nervensystems sprechen. Dafür lassen sich noch einige weitere Gesichtspunkte und der Vergleich mit Befunden bei Amputationen anführen.

Zunächst entsteht die ungenügende Ausbildung der zu dem fehlenden Bein gehörenden Nerven und ihrer spinalen Centren nicht durch Atrophie, denn als Atrophie kann nur bezeichnet werden das Schwinden schon vorhandener Teile. In den Fällen der vorliegenden Untersuchung unterbleibt aber von vornherein die Bildung der in Frage kommenden Teile bzw. diese wird auf niedrigerer Stufe angehalten. Ferner wird diese Hemmung nicht herbeigeführt durch den Ausfall der Funktion. Denn zur Zeit des Hemmungseintritts ist noch gar keine Funktion der Gliedmaßen zu verzeichnen, da es ja gerade die frühen Operationen sind, welche allein von dem gewünschten Erfolge begleitet sind. Das wird noch deutlicher zutage treten bei Besprechung der anormalen Gehirnbildung. Immerhin mag hier das gänzliche Ausbleiben der Funktion von einiger Bedeutung sein.

Endlich unterscheiden sich die bei den vorliegenden Versuchen gemachten Befunde nicht unerheblich von den Erscheinungen, wie sie bei Nervendurchschneidung und Amputationen aufzutreten pflegen und bei denen Atrophie und sekundäre Degenerationen eine wesentliche Rolle spielen. Nach den Erfahrungen bei den sehr zahlreich beschriebenen Nervendurchschneidungen und Amputationen war bei meinen Exstirpationsversuchen von vornherein eine Beeinflußung der direkten Centren in den Spinalganglien und im Rückenmark zu erwarten; das Gemeinsame hier wie dort ist die Schädigung nervöser Centralteile durch Eingriffe in die Peripherie; die Art der Schädigung und ihr Zustandekommen weicht freilich weit auseinander.

Es können hier nicht alle Arbeiten aufgeführt werden, die sich mit

Nervendurchschneidung und Amputationsfällen beschäftigen. Nur auf eine Anzahl sei hier hingewiesen; andre Untersuchungen werden noch bei der Behandlung der anormalen Gehirnbildung zur Sprache kommen; ein zusammenfassendes Referat bietet STROEBE (1895).

Bekanntlich hat WALLER in mehreren Untersuchungen (1851, 1852 1 u. 2) die nach ihm benannte Regel abgeleitet, daß bei Nervendurchschneidungen nur das peripher von der Durchschneidungsstelle liegende Nervenstück degeneriere, während der centrale Stumpf erhalten bleibe, da die zugehörige Ganglienzelle nicht nur das funktionelle, sondern auch das nutritive Centrum des Nerven bilde. In dieser Allgemeinheit aber hat sich das sogenannte WALLERsche Gesetz nicht aufrecht erhalten lassen, denn es hat sich bald herausgestellt, daß bei Nervenverletzungen am jungen Tier, aber auch am älteren neben der centrifugalen eine centripetale Veränderung des verletzten Nerven eintreten kann, die sich bis auf die zugehörigen Ganglienzellen ausdehnen kann.

Wie BETHE (1903, S. 176) mitteilt, wurde das WALLERsche Gesetz zuerst erschüttert, »als DICKINSON (1869) fand, daß längere Zeit nach Amputation eines Gliedes vom centralen Nervenstumpf nur noch ein kleiner Rest vorhanden sei. Bald darauf wurde von DICKSON (1873) die Entdeckung gemacht, daß bei Amputierten nach längerer Zeit die Zahl der motorischen Ganglienzellen verringert ist.« Ganz ähnliche Ergebnisse erzielte GUDDEN (zuerst 1870), der im Verein mit seinen Schülern die Nervendurchschneidung zu einer wichtigen Forschungsmethode ausbildete. GUDDENS Versuche sind an ganz jungen Tieren angestellt; es hat sich dann aber bald gezeigt, daß aufsteigende Veränderungen bei Nervenverletzungen auch bei älteren Individuen eintreten. Unter andern haben solche aufsteigende Veränderungen untersucht: HAYEM (1873); MAYSER (1877); FOREL (1887); JOSEPH (1887); KRAUSE (1887); HOMÉN (1888); SASS (1889); NISSL (1890); DARKSCHEWITSCH (1892); REDLICH (1893); BIEDL (1897); CASSIRER (1899); KÖSTER (1904); BIKELES und FRANKE (1905). Bei den genannten Autoren, deren Anzahl sich leicht vermehren ließe, finden sich auch genügend reichliche Literaturangaben.

Was die aufsteigenden Veränderungen, die in den genannten Arbeiten und vielen andern behandelt werden, insbesondere kennzeichnet und allen gemeinsam ist, ist, daß es sich stets um die Degeneration schon gebildeter Teile oder um deren Atrophie — Schwund ohne Degenerationserscheinungen — handelt, also um sekundäre Degeneration und sekundäre Atrophie. Auch sei hier für später gleich vorweg be-

merkt, daß diese aufsteigenden Veränderungen nicht über die unmittelbar dem verletzten Nerven zugehörige Ganglienzelle hinausgehen, also höchstens Centren erster Ordnung betreffen. Soweit die Versuche an ganz jungen Tieren angestellt wurden, mag neben der sekundären Degeneration und der sekundären Atrophie auch noch ein primäres Moment die centrale Abnormität bedingt haben, nämlich primäre Entwicklungshemmung, die für die Mißbildung des Nervensystems in meinen Versuchen in erster Linie verantwortlich zu machen ist. Denn hier handelt es sich nicht um den Schwund schon gebildeter Teile, sondern um das primäre Zurückbleiben der betreffenden Teile in der Entwicklung. Auch schon GUDDEN war geneigt für das Ergebnis seiner Operationen Entwicklungshemmung heranzuziehen. Wichtig scheint mir vor allem auch die von BETHE (1903, S. 164) ermittelte Tatsache, daß die Degeneration des verletzten Nerven durch Reizung des peripheren Stumpfes wesentlich beschleunigt wird. Also ist es nicht der Ausfall der Reizleitung, mit andern Worten der Funktion, welcher die Degeneration bedingt. Und wenn das selbst dort zutrifft, wo eine Funktion normalerweise bereits vorhanden war, so muß um so mehr die Bedeutung des Funktionsausfalls für meine Versuche in den Hintergrund treten, da in allen von mir behandelten Fällen eine dem normalen Zustande entsprechende Funktion beim Eintritt der Entwicklungshemmung noch ganz unmöglich war, also eine Rückwirkung der Funktion oder ihres Unterbleibens noch nicht stattfinden konnte.

Ähnlich oder gleich wie die angeführten Nervendurchschneidungen stehen die bei Amputationen beobachteten Veränderungen des Centralnervensystems den anormalen Formbildungen meiner Versuche gegenüber. Solche Amputationsfälle sind ebenfalls zahlreich beschrieben worden. Angeführt seien nur die Arbeiten von VULPIAN (1868); HAYEM et GILBERT (1884); HOMÉN (1890); BREGMANN (1892); MARINESCO (1892); REDLICH (1893); STROEBE (1894); ROSENBERG (1902); BLUMENAU und NIELSEN (1905); PARHON und GOLDSTEIN (1905). Weitere Literaturangaben finden sich reichlich in den zitierten Arbeiten. Alle Mitteilungen stimmen darin überein, daß sich kürzere oder längere Zeit nach der Amputation von Gliedmaßen Veränderungen im spinalen Nervensystem fanden, die als sekundäre Degeneration oder Atrophie aufzufassen sind, wobei im allgemeinen in den spinalen Centren nur einfache Atrophie ohne degenerative Merkmale angetroffen wurde.

Wie Nervenverletzung und Amputation kann auch Muskelatrophie von aufsteigenden Veränderungen im peripheren und spinalen Nervensystem begleitet sein. Solche Fälle sind von FRIEDREICH (1873) zu-

sammengestellt worden. Dieser Autor meint zwar, daß es sich bei den Veränderungen im Rückenmark um wirkliche entzündliche Prozesse handelt (S. 109), gibt aber gleich darauf zu (S. 111), daß solche Veränderungen auch unabhängig von entzündlichen Vorgängen, wenn auch oft damit kombiniert, zustande kommen können.

Näher als die bisher aus der Literatur angeführten Verletzungs- und Amputationsfälle stehen den Ergebnissen meiner Versuche solche Fälle von Mißbildungen und bei diesen zum Teil feststellbare intrauterine Amputation von Gliedmaßen, die mit mangelhafter Ausbildung des centralen Nervensystems kombiniert sind. Leider ist bei den so zahlreich beschriebenen Mißbildungen das Nervensystem recht häufig zu wenig oder garnicht berücksichtigt, so daß mit den vorliegenden Mitteilungen für unsre Zwecke nichts anzufangen ist. Geeignete Fälle sind vor allem beschrieben worden von Alessandrini (1829, 1839); E. H. Weber (1851); Edinger (1882); Klatt (1892) und Tschernyschew (1893). Die beste Zusammenstellung von Mißbildungen findet sich in dem seit 1906 erscheinenden Werke von E. Schwalbe.

Die von Weber und Alessandrini mitgeteilten Mißbildungen sind bekannt; in der Literatur wird immer wieder darauf zurückgegriffen. Es handelt sich dabei um Fehlen von Muskeln, insbesondere an den Gliedmaßen, mit gleichzeitigem Fehlen der zugehörigen Nerven und Rückenmarksabschnitte. Zwar führen die Verfasser das Fehlen der Muskeln auf das Fehlen der Nerven zurück, aber da man für die Entstehung der Mißgeburten nur auf Vermutungen beschränkt ist, kann auch das primäre Moment in dem Ausfall der Muskelbildung zu suchen sein. Über angeborene Mißbildungen von Extremitäten berichten ferner Klatt (1892) und Tschernyschew (1893). Ersterer bringt zwar die Mißbildung der distalen Glieder der oberen und unteren Gliedmaßen in keinen genetischen Zusammenhang mit dem Fehlen fast des ganzen Centralnervensystems, aber der Fall kann recht gut hier zur Illustrierung herangezogen werden. Der zweite Autor beschreibt drei Fälle menschlicher Mißbildungen mit Fehlen einer oder aller Extremitäten (Fall 2 und 1, S. 363) bzw. starker Verkümmerung der einen (Fall 3, S. 364), in denen die entsprechenden Teile des spinalen Systems vermindert erscheinen. Von Degenerationen ist auch hier nichts wahrgenommen. Endlich ist noch ein Fall zu erwähnen, den Edinger (1882) beschrieben hat. Es handelt sich um Amputation eines Vorderarms in fötaler Zeit (S. 48) »und die Folgen dieser frühen Verletzung haben sich durch ausgiebigen Schwund von Rückenmarksubstanz auf der amputierten Seite gezeigt. Von eigentlicher sekundärer Degeneration

(sensu strenuo) wurde keine Spur gefunden«. Auf diesen Fall werden wir unten noch zurückzukommen haben.

Jedenfalls aber widerspricht keiner der in der Literatur angeführten Fälle der oben vertretenen Auffassung einer korrelativen Entwicklung von Nervensystem und Extremität, wobei zunächst unter Nervensystem nur die Centren erster Ordnung, wie sie im spinalen Apparate gegeben sind, verstanden sein sollen. Daß eine korrelative Ausbildung im morphologischen Sinne und entsprechend stärkerer oder geringerer Inanspruchnahme der Beine und also zugleich des Rückenmarks besteht, hat ganz eingehend SCHMIDT (1907) dargelegt. Er kommt u. a. zu dem Ergebnis (S. 13): »Die vergleichende Untersuchung des Rückenmarks verschiedener Arten von Nagern (Dipodae, Muridae) zeigt, wie zu erwarten, daß Verkürzung und veränderter Gebrauch der vorderen Extremitäten im Bau des Rückenmarks zum Ausdruck kommen, und zwar in einer Verringerung des Umfanges des Halsmarks, in einer beträchtlichen Verkürzung desselben, in einer geringeren Massenentwicklung der zugehörigen Extremitätenkerne, in einer relativen Größenabnahme der Halsmarkzellen und in einer deutlichen, jedoch dem Massenverhältnis der Kerne nicht proportionalen Verringerung der Zellzahl.« Bei der stärkeren Beanspruchung der Hinterbeine zeigen sich im Lendenmark umgekehrte Verhältnisse. »Die Querschnittsentwicklung des Rückenmarks wie der einzelnen grauen Felder ist demnach als das Resultat sehr verwickelter Korrelationen aufzufassen, von denen Längen- und Massenentwicklung der Extremitäten nur einen Teil darstellen« (S. 13). Solche Korrelationen können aber phylogenetisch nur wirksam werden, wenn sie, wie oben nachgewiesen wurde, auch ontogenetisch vorhanden sind.

Die korrelative Entwicklung ist das bedingende Moment, durch das bei mangelnder Entwicklung einer Extremität eine unvollkommene Entwicklung des peripheren Nerven und zunächst der spinalen Centren veranlaßt wird. Die ausführenden Momente dagegen, durch welche die korrelative Entwicklung tatsächlich vor sich geht, sind uns zurzeit noch unbekannt; wir wissen nicht mit genügender Sicherheit, ob dafür etwa Reizzustände oder Störungen in der normalen Ernährung oder direkt traumatische Wirkungen oder andres verantwortlich zu machen sind; nur kann es als ausgemacht gelten, daß dem Ausfall der normalen Funktion nicht in erster Linie eine Bedeutung hierin zukommt.

Kurz sei noch eingegangen auf die im beschreibenden Teile dieser Arbeit mehrfach erwähnte Tatsache, daß zuweilen der zu dem fehlenden Bein gehörende Nervenplexus sich mit dem gegenseitigen Plexus des

vorhandenen Beines verbindet. Das zeigt zunächst, daß die durch die Unterdrückung des Beines ausgelöste Entwicklungshemmung nicht sofort die ganze Entwicklung hemmt, denn der zu dem fehlenden Bein ziehende Nerv ist noch weiter in der Ausbildung fortgeschritten, indem er die Verbindung mit der Gegenseite hergestellt hat. Zur Erklärung dieser eigentümlichen Erscheinung, wenn auch nicht zur völligen Aufhellung, mag auf den von FORSSMANN (1898, 1900) nachgewiesenen Neurotropismus hingewiesen werden. Dieser Autor hat nach Nervendurchschneidungen beobachtet, daß die vom centralen Stumpfe aus regenerierenden Nervenfasern keineswegs, wie von allen früheren Autoren angenommen wurde, in der Richtung des geringsten Widerstandes wachsen (1898, S. 61 u. 83), sondern daß sie sowohl von künstlich eingeführter Nervensubstanz (1898) als auch von dem peripheren Ende eines andern Nerven wie von dem eignen peripher abgetrennten und degenerierenden Ende (1900) angezogen werden, so daß sie in die Nervensubstanz bzw. in den peripheren Nerven hineinwachsen. Die Kraft, welche von der künstlich eingeführten zerfallenden Hirnsubstanz oder dem degenerierenden distalen Nervenende ausgehend die regenerierenden Fasern anzieht, ist nach FORSSMANN ein positiver Neurotropismus, wahrscheinlich ein Chemotropismus (1898, S. 96). Daneben mag aber auch das von STROEBE (1895) u. a. vertretene mechanische Moment, Wachsen in der Linie des geringsten Widerstandes, bei der hier zur Rede stehenden Nervenvereinigung eine Rolle gespielt haben. Von großem Interesse müßte es übrigens sein, die durch diese Verbindung herbeigeführten eigenartigen funktionsphysiologischen Innervationsverhältnisse zu studieren; allerdings besteht die Schwierigkeit, daß man diese Vereinigung an dem lebenden Tier nicht erkennen kann. Bemerkt sei noch, daß Amputationsneurome niemals gebildet werden.

Der zu den fehlenden Extremitäten gehörende Nerv erwies sich in allen daraufhin untersuchten Fällen als markhaltig. Ob die Markscheidenbildung durch den Ausfall der Extremität gegenüber der normalen Seite eine Verzögerung erfahren hat, konnte im Laufe dieser Untersuchung nicht festgestellt werden, da nur ältere Tiere als Material benutzt wurden.

IV. Das Verhalten des Gehirns.

Die Einwirkung der Beinunterdrückung auf die Formbildung des Nervensystems beschränkt sich nicht auf Spinalganglien und Rückenmark, also auf die unmittelbar zugehörigen Centren erster Ordnung,

sondern dehnt sich aufsteigend bis ins Gehirn, in einzelnen Fällen bis ins Vorderhirn aus.

Wir haben hier also die Erscheinung zu verzeichnen, daß durch das primäre Fehlen eines peripheren Organs nicht nur die direkt, sondern auch die indirekt zugehörigen nervösen Centren in der Entwicklung beeinflußt werden, derart, daß ihre Entwicklung gehemmt wird. Diese Hemmung kann sich darauf beschränken, daß der betreffende Gehirnteil im ganzen kleiner bleibt, als das im normalen Zustande der Fall sein würde, bzw. daß einzelne Gegenden der Hirnwandung in der Dicke hinter dem normalen Maße zurückbleiben und daß dann die anatomisch-histologische Differenzierung, wie etwa die Schichtenbildung im Mittelhirndache, nichts Anormales erkennen läßt. Oder aber die Hemmung ist eine bei früher vorgenommener Operation gründlichere und früher einsetzende. Es erfolgt dann noch zwar eine Größenzunahme des betreffenden Gehirnteiles, aber die weitere Differenzierung unterbleibt, so daß das Mittelhirndach zum Teil auf derselben histologischen Stufe stehen bleibt, die es schon bei der Operation eingenommen hat, wie das namentlich ein Vergleich der Fig. 2 und 42 zur Anschauung bringt. Degenerationen treten im Gehirn ebensowenig auf wie im Rückenmark. Im ganzen genommen erstreckt sich also die Entwicklungshemmung sowohl auf das allgemeine Größenwachstum als auch auf lokale Differenzierungsvorgänge. Dies Verhalten des Gehirns entspricht durchaus dem des Rückenmarks, bei dem nicht nur der Gesamtdurchmesser herabgesetzt ist, sondern auch die Differenzierung der Ganglienzellen vorzeitig stehen geblieben ist.

Beachtenswert an dem Ergebnis ist vor allem die Beeinflussung der Centren höherer Ordnung von der Peripherie aus.

Wie an den Spinalnerven, so sind auch an den Gehirnnerven von verschiedenen Autoren experimentelle Eingriffe vorgenommen worden, indem sowohl an jungen wie alten Tieren Nervendurchschneidungen oder Ausreißen von Nerven ausgeführt wurden. Ferner ist das Gehirn selbst in den Kreis der Versuche gezogen worden, indem Exstirpationen umschriebener Bezirke vorgenommen wurden. Der Zweck war stets der, durch sekundäre Degeneration und Atrophie den Ursprung der Nerven und die Zusammenhänge der Gehirnteile zu studieren. Ich verweise nur auf die Arbeiten von Gudden (1870, 1874, 1886); Monakow (1882, 1883); Forel (1887); Nissl (1890); Bregmann (1892); Darkschewitsch (1892); Steinitz (1906). In der erstgenannten Arbeit führte Gudden seine Methode ein, indem er an neugeborenen Kaninchen und an ganz jungen Tauben Elimination des Geruchsorgans und des

Auges vornahm. Alle Untersuchungen stimmen mit einer Ausnahme darin überein, daß die aufsteigende Einwirkung des operativen Eingriffs nur die unmittelbar mit dem verletzten Bezirk im Zusammenhang stehenden nervösen Centren betrifft. BREGMANN (1892, S. 78) und neuerdings STEINITZ (1906, S. 563) heben das ausdrücklich hervor. Nur MONAKOW (1882, S. 514) sagt bezüglich der Atrophien nach Exstirpation circumscripter Hirnrindenregionen im Kaninchengehirn: »Endlich sei noch erwähnt, daß außer den genannten Atrophien (erster Ordnung D.) auch noch solche zweiter Ordnung auftreten, d. h. es atrophieren auch den atrophischen Kernen (im Thalamus opticus D.) entstammende und in die Haubenregion ziehende Bahnen.« Dagegen lehnte GUDDEN (1886) diese indirekten Atrophien ab, indem er für sie Entzündungen, Wachstumsverschiebungen usw. verantwortlich machte. Besondere Beachtung verdient hier die Arbeit von Steinitz (1906), welche Versuchsergebnisse von SCHAPER enthält, der selbst durch den Tod an der Veröffentlichung verhindert wurde. SCHAPER zerstörte an jungen Froschlarven beide Augen und erhielt vor allem als Ergebnis ein Zurückbleiben des Mittelhirndaches. Diese geringere Ausbildung kann nicht auf Atrophie oder sekundäre Degeneration zurückgeführt werden, sondern ist als Entwicklungshemmung aufzufassen, da zur Zeit der Operation das Mittelhirndach nur erst aus einer dünnen noch nicht in mehrere Schichten differenzierten Wand besteht. Darin stimmt also das Ergebnis mit meinen Resultaten überein, während bei den andern Untersuchungen sekundäre Degeneration und Atrophie die erste Rolle spielen. Die Schnittbilder, welche STEINITZ beigefügt hat, entsprechen in histologischer Hinsicht durchaus den Schnitten, wie sie in vorliegender Arbeit aus der Materialserie 0 abgebildet sind. Trotz primärer Unterdrückung des Endorgans differenziert sich das Mittelhirndach in seine normalen Schichten, bleibt aber in der Größenausbildung weit unter der normalen Grenze.

Bietet also die experimentelle Literatur bis jetzt nichts, was den in der vorliegenden Untersuchung ermittelten Entwicklungshemmungen solcher Centren, die nur indirekt mit der peripher gelegenen Eingriffsstelle zusammenhängen, als gleichbedeutend an die Seite gestellt werden könnte, so ergibt eine Durchsicht der Literatur über Mißbildungen, daß keineswegs in der freien Natur Befunde fehlen, die meinen Ergebnissen durchaus entsprechen. Allerdings sind Mißbildungen, deren Entstehungsursachen für uns nicht kontrollierbar sind und bei denen das primäre Moment und das sekundäre je nach der Auffassung vertauscht werden könnte, stets mit Vorsicht heranzuziehen, doch passen

die nachstehend angeführten Fälle durchaus in den Rahmen der hier vorliegenden Resultate.

Tiedemann (1824), der sich wohl zuerst mit der Zusammengehörigkeit der Entwicklung von Nervensystem und peripheren Organen beschäftigte, sagt (S. 106) nach Beschreibung einiger menschlicher Mißbildungen: »So sehen wir also, daß die Beschaffenheit des Gehirns und die Anordnung der Nerven, deren Vorkommen und Mangel, in genauester Beziehung steht mit der Bildung der Organe, und daß die Nerven solcher Organe fehlen, die nicht gebildet sind.« Wird hier also für die Centren erster Ordnung der Gehirnnerven eine Ausbildungskorrelation, die allerdings keineswegs als eine echte Entwicklungskorrelation in bewußter Weise hingestellt ist, abgeleitet, so bieten andre Mißbildungen mangelhafte Ausbildung von Gehirncentren, die nur indirekt zu dem ebenfalls mangelhaft entwickelten peripheren Organ in Beziehung stehen.

So hat Edinger (1882) eine schon oben erwähnte Mißbildung beschrieben, die sich durch angeborenen Mangel eines Vorderarms (infolge intrauteriner Amputation), gleichzeitiger mangelhafter Ausbildung der zugehörigen Rückenmarksteile und durch Atrophie der entsprechenden Centralwindung des Großhirns auszeichnete. Mikroskopische Veränderungen wurden in den geringer entwickelten Windungen nicht nachgewiesen. Neben der älteren Literatur über die Gehirne von Amputierten, in der bald von Verkleinerung einzelner Windungen der gekreuzten Seite die Rede ist, bald jede Atrophie im Bereiche der motorischen Centren in Abrede gestellt wird (S. 60), berichtet Edinger über einen von Gowers (in Brain 1878, S. 388) beschriebenen Fall, in dem angeborene Atrophie der linken Hand bei einem 40jährigen Mann mit einer wesentlichen Verschmälerung der Mitte der rechten hinteren Centralwindung vereinigt war. Andre ähnliche Befunde sind später bekannt geworden.

Wiglesworth (1886) berichtet von der Amputation des linken Armes im letzten Drittel des Oberarms bei einer vierjährigen Epileptischen. Die Sektion, welche 52 Jahre später vorgenommen wurde, ergab eine Atrophie der hinteren Centralwindung im mittleren Teil; der obere und untere Teil dieser Windung waren nicht atrophiert. Lehmann (1899) gibt die Beschreibung eines Mikrencephalus. Gliederung des Gehirns in die einzelnen Abschnitte ist bei demselben wohl vorhanden; die Oberflächenverhältnisse des Cerebellum, abgesehen von dessen Kleinheit, sind ziemlich normal, aber die Oberfläche des Großhirns ist fast glatt; nur die Fossa Sylvii, der Sulcus

Rolandi und der Sulcus occipito-parietalis sind vorhanden. Zugleich finden sich bedeutende Mißbildungen der unteren Extremitäten, welche im Zurückbleiben der Entwicklung im Verhältnis zum Gesamtbau des Körpers, in ausgeprägter Klumpfußstellung und in Verdoppelung der fünften Zehe bestehen. Ob ein genetischer Zusammenhang zwischen den verschiedenen Mißbildungen besteht, läßt LEHMANN dahingestellt. Ich will nicht unterlassen zu bemerken, daß die beigefügte Abbildung eine überraschende Ähnlichkeit der Gliedmaßen mit den von mir abgebildeten Klumpfüßen der Frösche aus den Materialserien I und II zeigt. Mehr hierher gehörende Fälle sind bis jetzt meines Wissens in der Literatur nicht bekannt geworden.

Es erhebt sich nun die Frage nach dem Zustandekommen der anormalen Formbildung im Gehirn. Vor allem ist sicher, daß als Ursache dafür der operative Eingriff zu gelten hat. Das folgt einmal aus dem Fehlen jedes andern bedingenden Moments, dann auch aus der Übereinstimmung der Befunde bei gleichartigen Operationen.

Um die Formreaktion im Gehirn zu erzielen, ist es notwendig, die Exstirpation der Beinanlage möglichst frühzeitig vorzunehmen. Wie schon bei Besprechung der Rückenmarksbefunde angedeutet wurde, kann es nur die erste oder eine der allerersten Operationen sein, welche die Entwicklungshemmung des Gehirns veranlaßt. Exstirpiert man etwas älteren Larven die Beinanlage, so bleibt das Gehirn durchaus normal, während das Rückenmark dann noch beeinflußt werden kann. Daraus folgt vor allen die geringe Bedeutung des Funktionsausfalls für die Formbildung des Gehirns. Denn nimmt man Larven, die nur wenig älter sind als das Ausgangsmaterial der Serie 0, eine Beinanlage fort, so hat bei einem solchen Tier nie eine Funktion des betreffenden Beines und eine darauf bezügliche Funktion der zugehörigen Nervencentren bestanden. Trotz dieser gänzlichen Ausschaltung der Funktion werden alle Teile des Gehirns normal gebildet. Wenn für die Ausgestaltung des Rückenmarks noch zugegeben werden muß, daß vielleicht der Ausfall der rein funktionellen Beziehungen von einiger Bedeutung ist, weil auch Tiere, bei denen wegen der späten Ausführung der Exstirpation der Funktionsausfall das Gehirn nicht beeinflußte, noch entsprechende Verbildungen des Rückenmarks zu zeigen pflegen, so ist dies für das Gehirn ganz und gar abzulehnen.

Eine andre Frage ist, wann erzielt die Exstirpation der Beinanlage jene Hemmung? Tritt die Reaktion im Gehirn gleich ein oder später? Wann nach der Operation? Mit vollkommener Genauigkeit lassen sich diese Fragen nicht beantworten; aber so viel steht fest, daß die grund-

legende Auslösung der Entwicklungshemmung bald nach der ersten Exstirpation einsetzen muß. Das geht vor allem daraus hervor, daß es gerade die frühen Entwicklungsbeziehungen sind, welche zwischen der Ausbildung von Gehirn und Extremität vermitteln, daß also beim Älterwerden der Larven diese Beziehungen nicht mehr wirksam bleiben. Ferner spricht dafür der Befund im Fall I der Reihe B^{II}, bei dem das Mittelhirndach histologisch auf einer dem Ausgangsstadium entsprechenden Stufe stehen geblieben ist, also eine Hemmung erfahren hat, bevor es sich weiter entwickeln konnte. Unentschieden muß die Frage bleiben, ob die Reaktion auf den operativen Eingriff in allen Teilen des Nervensystems gleichzeitig auftritt oder von der Peripherie aus erst das Rückenmark, dann die einzelnen Hirnteile ergreift. Die Wahrscheinlichkeit ist für das letztere. Denn träte die Reaktion überall gleichzeitig ein und nicht so, daß in der aufsteigenden Richtung der Einwirkung das höhere Centrum von dem nächstuntergeordneten beeinflußt wird, sondern auch die indirekten Centren unmittelbar durch den peripheren Eingriff, dann würde jedenfalls in allen Fällen, in denen überhaupt eine Formreaktion des Nervensystems zu verzeichnen ist, diese sich auf alle in Frage kommenden Teile erstrecken. Das ist aber nicht zutreffend. Denn es gibt sowohl Fälle, in denen das Rückenmark und die Spinalganglien allein beeinflußt sind, als auch solche, wo die genannten Nervencentren zusammen mit dem Mittelhirn Reaktion zeigen, während das Vorderhirn ganz normal ist. Es ist aber kein Fall beobachtet worden, in dem etwa das Mittelhirn eine Entwicklungshemmung zeigt, ohne daß eine solche auch im Rückenmark aufgetreten wäre. Das zeigt also, daß die Hemmung von Station zu Station fortschreitet und daß die Beeinflussung der Hirnentwicklung durch die Beinentwicklung wahrscheinlich eine mittelbare ist. Für das vorliegende Beobachtungsmaterial läßt sich mit andern Worten die Regel aufstellen, daß bei primärem peripheren Eingriff ein höheres Nervencentrum nie Formreaktion zeigt, wenn ein niedrigeres reaktionslos ist; umgekehrt läßt sich für die centripetale Reihe der Reaktionen daraus schließen, daß, wenn ein höheres Nervencentrum, beispielsweise das Mittelhirn, Formreaktion aufweist, auch die peripher untergeschalteten Centren, etwa im Rückenmark von der Beeinflussung der Formbildung betroffen sind.

Daß beim Eintritt der Formreaktion tatsächlich Entwicklungsbeziehungen vorliegen, muß nach dem Befund angenommen werden. Wie aber die durch diese Entwicklungskorrelation bedingte Beeinflussung des Centrums durch die Peripherie bewerkstelligt wird, ist uns völlig unbekannt. Nur soviel ist sicher, daß der Weg, den diese

Beeinflußung nimmt, nicht ein beliebiger ist, daß die Beeinflussung nicht etwa diffus durch den ganzen Körper wirkt, sondern daß der Weg genau vorgezeichnet ist durch die zu dem unterdrückten Bein gehörenden Nerven und Nervencentren. Denn nur so erklärt sich die Übereinstimmung der Befunde, da nicht einzusehen ist, daß etwa ein durch das Trauma und seine Folgen allgemein gestörter Stoffwechsel stets übereinstimmend lokalisierte Mißbildungen erzeugt, die überdies je nach dem Ort des Trauma verschieden lokalisiert sind. In der Literatur finden sich bis jetzt keine Angaben, die in den angeschnittenen Fragen weiter helfen würden.

Außer den erwähnten Amputations- und Mißbildungsfällen kommt für die Beeinflussung der Hirnentwicklung durch ein entfernt liegendes Organ noch in Betracht die durchaus dunkle Beziehung der Nebenniere zur Ausbildung des centralen Nervensystems. Alexander (1891), der auch die ältere Literatur übersichtlich zusammenstellt, ist zu dem Ergebnis gelangt (S. 162): »Nicht das Gehirn hat Einfluß auf das Wachstum der Nebennieren, sondern die Nebennieren haben Einfluß auf die Entwicklung des Centralnervensystems.« Die Nebennieren sind drüsige Organe, die wohl durch ihre Beeinflussung des Stoffwechsels in die Ausgestaltung des Nervensystems eingreifen können. Unterstützt wird Alexander in diesem Gedanken dadurch, daß die Nebennieren ebenso wie das Nervensystem viel Lecithin enthalten, das jedenfalls für die Funktion des Nervensystems und seinen Stoffwechsel von Bedeutung ist. Eine solche auf allgemeiner Stoffwechselstörung beruhende Beeinflussung mußte für unsern Fall aber schon abgelehnt werden, ganz abgesehen davon, daß eine solche Störung durch die schnell heilenden Operationswunden nachweisbar garnicht verursacht wird.

Eigens betont werden mag noch, daß die anormale Formbildung des Gehirns keineswegs pathologischer Natur im engeren Sinne des Wortes ist. Dagegen spricht vor allem der normale, offenbar gesunde Zustand der Gewebe. Da auch keine Atrophie für die Formminderung in Betracht kommen kann, denn atrophieren kann nur etwas, das schon gebildet war, kann nur Entwicklungshemmung beruhend auf engen Entwicklungsbeziehungen zwischen Peripherie und Centrum zur Erklärung in Frage kommen.

Bei einem Teil meiner Versuche (Serie O) traten im Gehirn anormale Asymmetrien auf. Zunächst ist für ihre Entstehung der Ausfall verantwortlich zu machen, der infolge der Entwicklungshemmung bestimmte Faser- und Zellmassen betrifft. Dann wäre aber auch daran zu denken, ob diese Asymmetrien nicht durch Hypertrophie verstärkt

werden, indem die zu den vorhandenen Beinen gehörigen Centren infolge erhöhter Inanspruchnahme besonders stark entwickelt werden. Soweit sich nach dem vorliegenden Material die Frage entscheiden läßt, ist eine solche Hypertrophie in sicher erkennbarem Grade nicht vorhanden. Vielleicht würde sie bei länger lebenden Tieren eintreten.

Andre Fragen, die aus verschiedenen Gründen von großem Interesse sind, müssen unbeantwortet bleiben. Dahin gehört z. B. folgendes. Frösche mit nur einem Hinterbein kippen beim Schwimmen und im Sprung zunächst leicht um; später bessert sich das. Läßt sich eine diesem funktionellen Ausgleich zugehörige Bildung im Nervensystem nachweisen? Oder: wir dürfen annehmen, daß im Mittelhirn Associationscentren für Gesichtseindrücke und Beinbewegung liegen, die durch die frühzeitige Beinexstirpation in Mitleidenschaft gezogen werden. Wenn nun etwa durch Ausfall eines Hinterbeins eine solche auf dieses bezügliche Association unmöglich gemacht ist, verstärken sich dann vielleicht die Associationsbeziehungen zu den andern Beinen und hat das besondere Formbildungen im Hirn zur Folge? Dasselbe könnte für andre Sinnesorgane in Frage kommen.

Von unmittelbarer Wichtigkeit ist die Frage ob die Markscheidenbildung im Hirn durch primären Ausfall eines Beines verzögert wird, da ja nach den Versuchen von Held (1896) der Eintritt der Funktion auf die Entwicklung der Markscheiden von großer Bedeutung ist. Von besonderem Interesse wäre es zu ermitteln, ob eine solche Verzögerung auch in den Gehirnen eintritt, die trotz Fehlen eines Beines normale Form zeigen. Denn dadurch würde es möglich sein, genau die Bahnen höherer Ordnung zu ermitteln, welche zu den Extremitäten in Beziehung stehen, was bis jetzt nicht gelungen ist. Dahingehende Versuche sind bereits in Angriff genommen.

Die Entwicklung von Extremitäten ist für die Ausgestaltung des Gehirns in zweifacher Hinsicht von Bedeutung: in der Stammes- wie in der Embryonalentwicklung. Nur dadurch, daß die zunächst in erster Linie auf funktionellen Beziehungen beruhende, durch die wachsende Bedeutung der paarigen Extremitäten immer mehr gesteigerte reziproke Entwicklung von Peripherie (Extremität) und Centrum (Nervensystem) im Laufe der Stammesentwicklung auf die in der Embryonalentwicklung zutage tretenden ontogenetischen Entwicklungsbeziehungen immer mehr gegründet wird, ist es überhaupt erst möglich, daß aus extremitätenlos gedachten Formen sich solche entwickelten, bei denen die Gliedmaßen überragende Bedeutung gewonnen und die ältere locomotorische Wirbelsäule gänzlich zurückgedrängt haben, und daß in der

Embryonalentwicklung für die reziproke Ausgestaltung von Peripherie und Centrum funktionelle Beziehungen nicht mehr in erster Linie maßgebend sind. Darum genügt auch nicht die primäre Ausschaltung der Funktion in der Peripherie, wie sie durch Exstirpationen an älteren Larven erzielt wird, um die Formbildung des Centrums zu beeinflussen, sondern man muß die sehr frühzeitig wirkenden Entwicklungskorrelationen zu diesem Zwecke durch Vernichtung des peripheren Komponenten unmöglich machen. Umgekehrt wie in der Stammesentwicklung gewinnen in der Individualentwicklung mit dem Älterwerden und Reifen des Tieres die Funktionsbeziehungen über die Entwicklungsbeziehungen immer mehr die Überhand, so daß beim fertigen Tier letztere ganz verdeckt sind.

Die Entwicklungsbeziehungen zwischen Bein und Gehirn sind nicht einfache Größenbeziehungen derart, daß, wenn in der Reihe Bein-, Nerv-, Rückenmark-, Hirnteil das eine Endglied (Bein) kleiner ausfällt, das andre auch nur eine entsprechende geringere Größe erreicht, sondern echte Entwicklungs- und Differenzierungskorrelationen. Das geht daraus hervor, daß das Bein schon vom frühen Stadium an fehlen kann, ohne daß später bei dem im ganzen größer gewordenen Tier eine entsprechende Formreaktion des Hirns vorhanden ist und daß ferner, wie es oben z. B. vom Mittelhirndach beschrieben wurde, nicht nur die Größenzunahme, sondern auch die histologische Differenzierung dieses Gehirnteiles durch Beinexstirpation gehemmt werden kann.

Zum Schluß dieses Abschnittes mag noch der Einwirkung gedacht werden, welche die anormale Gehirnentwicklung auf die Ausgestaltung des Schädels gewinnen kann. VIRCHOW (1857, S. 95) hat schon den Standpunkt vertreten, daß zwischen Hirn und Schädel Wechselbeziehungen bestehen. »Der Einfluß, den beide Teile aufeinander ausüben, muß offenbar ein doppelter sein, ein mechanischer und ein organischer, wobei wir jedoch nicht verkennen können, daß der letztere hauptsächlich dem Gehirne zukommt, während der erstere beiden Teilen in hohem Maße zuzuschreiben ist.« Und S. 115 fügt er hinzu: »Die ursprünglichen Hemmungen der Gehirnbildungen haben für die Ausbildung der Basilarknochen einen geringen, für die Entwicklung des Schädeldaches einen sehr großen Wert.« Auch WELCKER (1862, S. 20) vertritt eine wechselseitige Beeinflussung. »Die umschließenden und umschlossenen Teile wachsen miteinander.« Insbesondere wird nach ihm das Detail der Flächenformung bedingt durch Druckwirkung des Gehirns. GUDDENS (1874) Versuche führten zu einem ganz entsprechenden Ergebnis. Nach Abtragung beider Großhirnhemisphären beim jungen Kaninchen

fand er beim mehr erwachsenen Tier ein nach allen Richtungen abgeflachtes und verkürztes Schädelgewölbe. Andre Versuche ergaben dasselbe, und so schließt GUDDEN (S. 32), »daß ein vollkommen ausgebildeter Schädel zur notwendigen Voraussetzung ein vollkommen ausgebildetes Hirn hat.« STEINITZ (1906) fand, daß nach frühzeitiger Augenexstirpation bei Froschlarven später ein Foramen opticum wohl überall vorhanden ist, daß es aber kleiner als normal gebildet wird. In der vorliegenden Arbeit kann die angeschnittene Frage nur gestreift werden, zumal nur das Chondrocranium bei den untersuchten Tieren vorhanden ist. Es steht aber nach dem aus der Literatur Mitgeteilten von vornherein zu erwarten, daß die weitgehende experimentell hervorgerufene Abnormität des Gehirns nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung des Schädels bleiben kann. Und in der Tat zeigen die Schnitte durch den Kopf derjenigen Tiere der Serie 0, die mit anormalen Asymmetrien des Hirns behaftet sind, eine Abnormität des Chondrocraniums: Der über dem Mittelhirn gelegene Knorpelstab, die sogenannte Taenia tecti medialis, ist asymmetrisch verlagert nach der minder entwickelten Hirnseite hin (vgl. die Fig. 26 u. 30 *ttm*). Weitere Beobachtungen wurden vorläufig in dieser Richtung nicht gemacht, insbesondere auch, weil nur im Vorübergehen darauf geachtet wurde. Es dürfte aber von Interesse sein, an weiter entwickelten Schädeln, insbesondere an solchen mit Knochenbildung, die Wirkung der Hirnasymmetrie zu studieren. Daß es sich hierbei zunächst nur um mechanische Faktoren (veränderte Druckwirkung) handelt, liegt auf der Hand.

B. Die centrifugalen Mißbildungen.

I. Das Verhalten des Nervensystems.

Die Formreaktion des Nervensystems auf den operativen Eingriff erstreckt sich keineswegs bloß auf die zu dem in der Anlage exstirpierten Bein gehörenden Centren, sondern in einer ganzen Anzahl von Fällen, in denen diese Exstirpation besonders frühzeitig vorgenommen wurde, hat auch eine Beeinflussung derjenigen Nervencentren stattgefunden, die zu den nichtverletzten Beinen in Beziehung stehen. So kommen dann im Gehirn nicht asymmetrische, sondern symmetrische Abnormitäten zustande.

Der Grund warum sich die Formreaktion von der zunächst beteiligten Seite auch auf die Gegenseite überträgt, kann nur darin gefunden werden, daß alle Extremitätencentren schon aus Gründen der Koordination der Bewegungen zueinander in den engsten Beziehungen

stehen und daß diese späteren funktionellen Beziehungen durch eine korrelative Entwicklung gewährleistet werden.

Nicht mit unbedingter Sicherheit kann die Frage entschieden werden, ob die Beeinflussung der nicht zum Operationsgebiet gehörenden Centren nur auf dem Umwege über bestimmte Hirncentren erfolgt oder ob die diesen untergeschalteten Centren, beispielsweise die Rückenmarkscentren sich gegenseitig unmittelbar beeinflussen. Die große Wahrscheinlichkeit spricht für das erstere. Denn in der Mehrzahl der Fälle zeigen die Rückenmarkscentren nur dann eine symmetrische Abnormität, wenn auch das Mittelhirn eine solche aufweist. Wenn in dem etwas unsicheren Fall IV der Reihe B' das ganze Gehirn normal zu sein scheint und doch das Lendenmark in symmetrischer Weise abnorm gebildet ist, so beweist das nicht viel dagegen. Denn diesem Fall gegenüber stehen andre, in denen nur eine asymmetrische Entwicklungshemmung des Rückenmarks, zugleich aber eine symmetrische des Mittelhirndaches vorliegt. Daraus geht also hervor, daß zunächst offenbar das Mittelhirn die Übertragung der Hemmung von der einen Seite auf die andre zeigen kann, ohne daß das Rückenmark es ebenfalls tut, mit andern Worten, daß der Weg der absteigenden Entwicklungshemmung über das Mittelhirn zum Rückenmark geht. Außerdem zeigen einige Fälle symmetrischer Mißbildung des Mittelhirns, daß doch die zu dem operierten Bein gehörenden Centren etwas stärker in Mitleidenschaft gezogen sind als die andern; das spricht auch dafür, daß die Hemmung in dieser unmittelbar zu dem Operationsgebiet gehörenden Hälfte früher einsetzte als in der andern zu den nichtoperierten Beinen gehörenden. Auch darin zeigt sich also der Weg, den die Entwicklungshemmung genommen hat. Vergleicht man ferner den Ausbildungsgrad der nichtoperierten Beine mit dem der zugehörigen Rückenmarkscentren, so ergibt sich ohne weiteres, daß letztere durchaus korrelativ zu ersteren ausgebildet sind. Ist also etwa das rechte Hinterbein sehr stark verkrüppelt, so ist die rechte Hälfte des Rückenmarks ebenfalls sehr schwach entwickelt; ist das Bein besser ausgebildet, so ist auch die zugehörige Rückenmarkshälfte stärker entwickelt. Wenn wir auch, wie wir unten näher besprechen werden, annehmen müssen, daß die Verkrüppelung der nichtoperierten Beine durch das Nervensystem veranlaßt ist, so geht aus diesem korrelativen Ausbildungsgrad doch hervor, daß auch eine Rückwirkung der gehemmten Beine auf das Nervensystem statthat, wodurch die Entwicklungsbeziehungen von Einseitigkeit befreit und eben zu Entwicklungskorrelationen werden, die ja reziproke Beziehungen sind. Dann ist zu bedenken, daß die

erste Reaktion des Nervensystems auf die peripheren Exstirpationen etwas Zellphysiologisches sein wird. Die Formreaktion ist nur der morphologische Ausdruck davon. Darum kann eine solche Formreaktion, wie im Mittelhirn des Falles IV der Reihe B^I, fehlen, obwohl die erste Reaktion, die unsichtbar ist, eingetreten ist. Damit steht auch im Einklang, daß die Größenentwicklung eines Abschnittes des Nervensystems ziemlich normal erscheinen kann, obwohl die Ganglienzellen offenbar einen abnormen Zustand aufweisen, wie die motorischen Rückenmarkszellen im Fall I der Reihe B^{II}. In der Reihe B^I sowie in der Reihe D^I sind Verkrüppelungen der nichtoperierten Beine ohne gleichzeitige Verbildung des Hirns beobachtet worden. Da nun aber nach den andern Fällen anzunehmen ist, daß diese Verkrüppelungen von der Operationsstelle aus erst auf dem Umwege über das Gehirn ausgelöst werden, müssen wir annehmen, daß der Formreaktion des Gehirns eine rein physiologische Reaktion vorangeht und daß jene dieser unter Umständen nicht zu folgen braucht. So kann also immerhin für unsre auf das Morphologische gerichteten Beobachtungsmethoden recht wohl einmal ein Hirnteil normal erscheinen, obwohl er es streng genommen nicht ist.

Alles in allem genommen haben wir in der Entwicklungshemmung der zu den nichtoperierten Beinen in Beziehung stehenden Centren eine von den höheren Centren zu den niedrigeren und zur Peripherie absteigende Beeinflussung des Nervensystems vor uns, die an sich nichts verwunderliches darstellt, nachdem wir eine ganz entsprechende aufsteigende Beeinflussung kennen gelernt haben. Diese absteigende Veränderung ergänzt die aufsteigende zu einer echten Entwicklungskorrelation, denn es zeigt sich, daß nicht nur die centraleren Teile sich entsprechend den peripheren entwickeln, sondern auch umgekehrt.

Nach dem Vorgange von Waller (1852, 2) wird von der Mehrzahl der Autoren angenommen, daß bei Nervendurchschneidungen die peripher von der Verletzung einsetzende Degeneration dadurch bedingt wird, daß die Nervenfaser von ihrem nutritorischen Centrum, d. h. der Ganglienzelle, abgetrennt ist, daß also schlechthin die Ganglienzelle das trophische Centrum für die Nervenfaser sei. Diese Auffassung hat um so mehr Verbreitung gefunden, als sie von der Neurontheorie aufgenommen wurde. Stellt man sich auf diesen Standpunkt und wendet ihn auf die vorliegenden absteigenden Entwicklungshemmungen an, so ließe sich durch Störung der Trophik zunächst nur die absteigende Hemmung erster Ordnung erklären, also die etwa im Mittelhirn einsetzende bis zum nächsten untergeordneten Centrum reichende Hemmung. Dann

wären zunächst die zu den unverletzten Beinen gehörigen Ganglienzellen des Mittelhirns in ihrer trophischen Funktion gestört und dadurch die von ihnen ausgehenden Fasern in der Entwicklung gehemmt. Sehen wir einmal ganz davon ab, daß nichts zu der Annahme zwingt, durch die in Rede stehenden aufsteigenden Hemmungen werde eine Störung dieser Trophik zuerst in den zu den aufsteigenden Bahnen gehörenden Centren und dann zugleich in den gleichwertigen nicht zum Operationsgebiet gehörenden Nervenzellen hervorgerufen, so ist es eine ungelöste Schwierigkeit, wie durch Störung dieser Trophik in einem höheren Centrum eine ebensolche Störung in einem untergeschalteten Centrum hervorgerufen wird. Viel einfacher und für den jetzigen Stand unsrer Kenntnisse wohl am zutreffendsten ist die Annahme einer Entwicklungskorrelation zwischen den zusammengehörigen Nervencentren, wenn wir auch über die Natur dieser Korrelation noch keine Einzelheiten aussagen können. Ferner findet diese Auffassung eine Stütze darin, daß unter Vorbringung gewichtiger Gründe die spezifisch trophische Bedeutung der Ganglienzelle für die Nervenfaser bestritten worden ist. So sagt BETHE (1903, S. 160) bezüglich Nervendurchschneidung: »Dieses Fortschreiten (der Degeneration D.) von Segment zu Segment widerstreitet aber bereits der WALLERschen Vorstellung . . ., daß nämlich die Abtrennung vom nutritorischen Centrum, der Ganglienzelle, die Ursache der Degeneration sei. Würde die Faser bei der Kontinuitätstrennung einem trophischen Einfluß entzogen, so müßte sich dieser Mangel auf der ganzen peripheren Strecke gleichzeitig geltend machen. Im centralen Ende dürfte aber überhaupt keine Veränderung eintreten, weil es dauernd unter dem trophischen Einflusse bleibt«. Auch DOHRN (1891, S. 328) stellt sich auf einen ganz entsprechenden Standpunkt: »In der peripherischen sensiblen Faser k a n n die Ganglienzelle nicht das trophische Centrum der Faser sein, da sie keinen genetischen Zusammenhang mit derselben hat. Worin die Abhängigkeit der Faser von der Ganglienzelle bestehen mag — daß eine solche besteht, lehren die WALLERschen Experimente — ist einstweilen unaufgeklärt: daß sie nicht in d e m Sinne eine trophische ist, wie bisher angenommen, folgt aus der Entwicklungsgeschichte der Faser, der eine ebenso große Zahl von Ernährungscentren zugeschrieben werden muß, wie SCHWANNsche Kerne an ihr nachgewiesen werden. Ist aber eine solche trophische Abhängigkeit der peripherischen sensiblen Faser von der Spinalganglienzelle nicht aufrecht zu halten, so besteht auch kein Grund, die Vorderhornganglienzellen für die trophischen Centren der motorischen Fasern anzusehen.« Man sieht, wie die immer noch nicht genügend geklärte

Histogenese der Nervenfaser auch für die vorliegende Frage eine Rolle spielt. Auch die von BETHE (1905) und BRAUS (1905, 1) beschriebene autogene Regeneration bzw. autogene Entstehung peripherischer Nervenfasern ohne Zusammenhang mit einer Ganglienzelle spricht gegen jene trophische Bedeutung dieser Zellen.

Nur ein Autor erwähnt meines Wissens bei Besprechung absteigender Atrophie das Hinausgehen derselben über das direkt von der Verletzung betroffene Neuron hinaus, nämlich MONAKOW in der schon erwähnten Arbeit über Exstirpation von Hirnrinde beim Kaninchen (1882).

Bei der absteigenden Entwicklungshemmung, die von höher gelegenen Centren beginnt, brauchen die tiefer gelegenen keine solche Hemmung aufzuweisen, ein Verhalten, das der aufsteigenden Hemmung entspricht. Das folgt aus den vorliegenden Befunden (vgl. die Fälle der Serie II) und auch aus Mißbildungen. Ich verweise nur auf zwei von LEONOWA (1893, 1894) beschriebene Fälle menschlicher Mißgeburten, denen Gehirn und Rückenmark offenbar primär fehlten, bei denen aber diese Entwicklungsstörung nicht auf die Spinalganglien übergegriffen hatte.

Die Frage, ob bei der absteigenden Hemmung ein Centrum überschlagen werden kann, muß jedenfalls für ein in gerader Linie in die Kette der zusammengehörigen Centren eingeschaltetes Centrum verneint werden, da die Hemmung erst das höhere Neuron betrifft, in dem sie wohl Halt machen kann, aber beim Weiterschreiten von diesem zunächst auf das folgende übergeht (vgl. die zuletzt genannten Fälle der Serie II); die Frage bleibt offen für solche Centren, die zwar mit den von der Hemmung betroffenen in Beziehung stehen, aber, um einen Ausdruck der Technik zu gebrauchen, gewissermaßen in Nebenschluß liegen, deren Beziehungen dazu also lockere sind. Überhaupt darf für die zweiseitige Reaktion des Nervensystems auf einen einseitigen peripheren Eingriff angenommen werden, daß besonders die Centren betroffen werden, welche besonders enge Beziehungen von links und rechts vermitteln, mit andern Worten, welche in erster Linie die Koordination der Bewegungen der beiden Körperhälften gewährleisten.

II. Das Verhalten der nichtoperierten Extremitäten und ihrer Gürtel.

Eine ebenso interessante als wichtige Ergänzung hat die in den vorliegenden Versuchsergebnissen festgestellte Entwicklungskorrelation zwischen den einzelnen Teilen des Nervensystems, die sich in aufsteigender und absteigender Entwicklungshemmung kundgibt, dadurch

erfahren, daß auch zwischen Endorgan und nervösem Centrum eine solche Korrelation nachgewiesen wurde. Diese besteht einmal darin, daß bei primär unterdrücktem Bein entsprechende Teile des Nervensystems gehemmt werden, dann aber, und das erst macht diese Beziehungen zu reziproken, d. h. Korrelationen, auch bei primär gehemmtem Nervencentrum das Endorgan nur zu mangelhafter Ausbildung gelangt. So entstehen Mißbildungen (Klumpfüße) neurogenen Ursprungs, die in verschiedenem Grade auftreten. Ist die Mißbildung nur gering, so betrifft sie vorwiegend die distalen Glieder der Extremität; in weitergehenden Fällen verkrüppelt das ganze Bein meist mit Klumpfußbildung, ja die Entwicklung eines Beines kann überhaupt ganz unterdrückt werden. Auf diese Weise stehen die paarigen Extremitäten durch Vermittlung des Nervensystems zueinander in Entwicklungskorrelation, so daß bei genügend frühzeitiger Unterdrückung nur eines Beines die drei übrigen nicht verletzten Beine sich höchst mangelhaft entwickeln. Und indem so die normale Entwicklung des einen Endgliedes der Reihe Bein—Centralnervensystem—Bein die normale Bildung des andern bedingt und umgekehrt, bestehen zwischen den einzelnen Gliedern jener Reihe ebensolche reziproken Verknüpfungen, die als echte Entwicklungskorrelationen zu bezeichnen sind.

Der neurogene Ursprung der Beinmißbildungen wird auch für die Teratologie von Interesse sein.

Die Beziehungen zwischen Bein und Gehirn sind also nicht bloß funktionelle und nicht bloß Größenkorrelationen, sondern Differenzierungskorrelationen. Denn wenn im Mittelhirndach Differenzierungsstörungen auftreten, so wird auch die weitere Differenzierung der Beine gestört, was sich entweder nur in mehr oder minder ausgeprägter mangelhafter Formbildung kundgibt, oder in dem Ausbleiben der Differenzierung solcher Gewebe, welche die wesentlichen Bestandteile der jungen Extremität ausmachen (Knorpel, Muskeln, Nerven), so daß ein so entstehendes Beinrudiment nur Mesenchymgewebe enthält wie in Fall I der Reihe B^{I}.

Von vornherein sei hier der etwaige Einwand abgewiesen, die Verkrüppelung und sekundäre Unterdrückung der nicht in die Exstirpationen einbezogenen Beine sei auf unbeabsichtigte Verletzungen zurückzuführen. Das geht zur Genüge aus der Tatsache hervor, daß bei so frühzeitiger Verletzung stets ein normal geformtes Regenerat auftritt. Ferner gehen die sekundären Beinverkümmerungen, bei denen das primäre Moment im Nervensystem liegt, nicht auf allgemeine Ernährungsstörungen zurück. Denn einerseits wurden die Versuchsfrösche

reichlich gefüttert, anderseits wurde nichts derartiges beobachtet an den normalen Kontrollfröschen, die in dem gleichen Becken mit den operierten Tieren gezüchtet wurden. Auch entwickelten normale Vergleichsfrösche, die ich in größerer Zahl absichtlich hungern ließ, sämtlich normal geformte Extremitäten. Schon Barfurth (1887) hat nachgewiesen, daß der Hunger die Metamorphose des Frosches keineswegs verhindert, daß vielmehr sogar durch Hunger die letzten Stadien der Verwandlung abgekürzt werden und im übrigen die Entwicklung normal verläuft. Auch ist es nicht die Störung der eigentlichen funktionellen Beziehungen zwischen Gehirn und Bein, welche die Entwicklungshemmung in der Peripherie herbeiführt, denn zu der Zeit, wo diese Hemmung einsetzen muß, um noch wirksam zu werden, kann von einer Funktion des noch aller Muskeln entbehrenden Beines noch gar keine Rede sein. Die Möglichkeit der specifischen Beinfunktion entsteht erst viel später.

Im reifen Tier nimmt das Nervensystem infolge seiner funktionellen Beziehungen eine einzigartige dominierende Stellung ein. Es ist daher erklärlich, daß man sich schon früh und häufig mit der Frage beschäftigt hat, ob vielleicht das Nervensystem, dessen funktionsfähiger Zustand Vorbedingung ist für die Funktion der Organe und damit für die Existenz des ganzen Organismus, auch für die Erhaltung des normalen Zustandes der einzelnen Organe im engeren Sinne, für die Heilung und Ersatzbildung verletzter Organe und endlich für das normale erste Entstehen der Organe und Organteile, also für die Embryonalentwicklung eine Rolle spiele. Wohl nur auf wenigen Gebieten stehen sich die Ansichten so schroff gegenüber wie in dieser Frage, sowohl in Untersuchungen, welche auf reiner Beobachtung beruhen, als in solchen, deren Grundlage von zielbewußt angestellten Versuchen ausgeht. Gerade die Experimentatoren sind zu diametral gegenüberstehenden Ergebnissen gelangt. Zum großen Teil mag dies auf der durchweg einseitigen Fragestellung beruhen, die nur nach der Beeinflussung der Peripherie durch das nervöse Centrum suchte, nicht aber auch die umgekehrte Möglichkeit in den Kreis der Betrachtung zog. Ferner wurde jene Beeinflussung, soweit sie zugestanden ist, meist etwas einseitig als eine für das Nervensystem specifische morphogenetische Funktion angesprochen, deren Annahme allerdings erheblichen Schwierigkeiten begegnet trotz der auf den ersten Blick überzeugenden Experimente. Naturgemäß wurde namentlich bei allen diesen Punkten solchen peripheren Organen Beachtung geschenkt, die besonders enge Beziehungen zum Nervensystem ohne weiteres erkennen lassen, wie z. B. den

Muskeln, aber auch ganz allgemein ist man an die Frage herangetreten.

Uns interessieren zunächst die Arbeiten, welche sich mit den Beziehungen des Nervensystems zur Regeneration beschäftigt haben. Zusammenfassende Darstellungen darüber finden sich bei HERBST (1901); BARFURTH (1906) und SCHWALBE (1906). Die Mehrzahl der in Frage kommenden Autoren tritt für eine Abhängigkeit der vollkommenen Regeneration vom Nervensystem ein. Hier sind vor allem zu nennen die Untersuchungen von HERBST (1900, 1902); BARFURTH (1901); WOLFF (1902, 1910); RUBIN (1903); CHILD (1904); GODLEWSKY (1904, 1905); SAMUEL (1888). Bei vollkommener Störung der Innervation wird nach diesen Autoren, die an ganz verschiedenen Objekten gearbeitet haben, zwar das Einsetzen regenerativer Vorgänge nicht gänzlich unterdrückt, wohl aber die Regeneration vorzeitig zum Stillstand gebracht, so daß nur eine mangelhafte Ersatzbildung entsteht. Die Resultate dieser Untersuchungen bieten durchaus Analogien zu meinen Ergebnissen. Für Abhängigkeit von embryonaler Differenzierung und Entwicklung vom Nervensystem sind eingetreten SZYMONOWICZ (1896); NEUMANN (1902, 1904) und BABAK (1905), letzterer allerdings nur durch Annahme mittelbaren Einflusses.

Im Gegensatz zu diesem Standpunkt lehnen einen Einfluß auf Heilungsprozesse und Regenerationsvorgänge ab KIRBY (1892); KAPSAMMER (1898); MUSCATELLO und DAMASCELLI (1899); GOLDFARB (1909). Auf denselben Standpunkt stellen sich bezüglich Entwicklung und Metamorphose GUDDEN (1879); BORN (1895); LOEB (1896); SCHAPER (1898); GOLDSTEIN (1904 1 u. 2); HARRISON (1903, 1904 1 u. 2); WINTREBERT (1905, 1906 1—4). Fußen die bis jetzt genannten Autoren auf Experimenten, so haben auch Mißbildungen, wie die Natur sie bietet, die Grundlage für die Erörterung der hier in Rede stehenden Fragen geliefert. Auch in diesen Arbeiten herrscht keine Einstimmigkeit des Urteils. ALESSANDRINI (1829) und WEBER (1851) glaubten aus den von ihnen beschriebenen Mißbildungen auf eine Abhängigkeit der Muskelentwicklung vom Nervensystem schließen zu müssen. Auch BARKOW (1854) und VERAGUTH (1901) neigen der Annahme einer solchen Abhängigkeit zu; ebenso Mayer (1827) bezüglich Genitalsystem und Rückenmark. LEONOWA (1893, 1894) und K. und G. PETRÉN (1898) dagegen nehmen den entgegengesetzten Standpunkt ein und verlangen unabhängige Entwicklung der Muskeln, da trotz Fehlens der nervösen Centren die Muskeln normal entwickelt waren.

Wenn auch nochmals betont sei, daß sich aus solchen Mißbildungen

zwingende Schlüsse nicht ziehen lassen, möge hier doch auf die Fälle hingewiesen werden, die in der gleichzeitigen mangelhaften Bildung von Hirn und Extremität eine Parallele geben zu einem Teil meiner Versuchsergebnisse. Hierher gehören alle Fälle, die bereits bei Besprechung der aufsteigenden Hemmung angeführt wurden. Besonders hervorgehoben seien hier nur die Beschreibungen von KLATT (1892); TSCHERNYSCHEW (1893) und LEHMANN (1899). Auf die Ähnlichkeit der Abbildung des letzteren mit den von mir beobachteten Klumpfüßen habe ich schon aufmerksam gemacht.

Fassen wir das Ergebnis der Literaturübersicht zusammen, so muß festgestellt werden, daß ein bestimmter Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration und nach meinen Versuchen auf die Embryonalentwicklung nicht geleugnet werden kann. Das steht als Resultat verschiedenartiger Versuche fest. Demgegenüber ist es ebenso unzweifelhaft, daß in andern Experimenten von einer solchen Beziehung des Nervensystems zu Regeneration und Entwicklung nichts zutage trat. Auch unter den von mir angestellten Versuchen finden sich Fälle, in denen nichts derartiges zu verzeichnen ist. Wie ist nun dieser Widerspruch zu erklären? Ist es möglich, diese ganz entgegengesetzten Ergebnisse auf eine einheitliche Grundlage zurückzuführen? Wir werden etwas weiter unten auf diese Frage zurückkommen und versuchen, von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus die ungleichen Beobachtungen zu erfassen.

Der Einfluß des Nervensystems bei Regeneration kann als erwiesen gelten. Nun ist es eine interessante Frage, ob die Unvollkommenheit eines Regenerates nur durch Fernhaltung jeder Nervenverbindung erzielt wird oder ob das gleiche Ergebnis dadurch eintreten kann, daß durch die operative Verletzung, sagen wir einer Extremität, zunächst ein Einfluß auf das Nervencentrum ausgeübt wird und daß dann von diesem unvollkommen entwickelten oder sekundär veränderten Nervencentrum aus eine korrelative Hemmung auf das Regenerationsgebiet ausgeht, die ein nur unvollkommenes Regenerat entstehen läßt. Die zweite Frage ist entschieden zu bejahen, denn durch Schädigung der nervösen Centren wird nach meinen Versuchen nicht nur die erste Entwicklung gehemmt, sondern auch die Regeneration. Das letztere zeigt Fall IV der Reihe B[1]. Durch Exstirpation der linken Hinterbeinanlage ist zunächst die normale Entwicklung des Nervensystems gestört worden. Als nun Regeneration einsetzte, wurde das Regenerat ebenso wie das gegenseitige Bein in der Formbildung sehr frühzeitig gehemmt (Fig. 16). Sehr beachtenswert sind hier die Versuche von

Wolff (1910), der an Tritonen, bei denen zunächst durch Unterbrechung der nervösen Verbindung ein mangelhaftes Regenerat des Hinterbeins erzielt war, nach Wiedereintritt dieser Verbindung bei wiederholter Amputation stets die gleiche Mißbildung der Extremität erhielt. Wolff schließt daraus mit Recht (S. 78): »die regelmäßige Wiederkehr immer der gleichen Art regenerativer Mißbildung deutet (ja) mit Bestimmtheit darauf hin, daß bei diesen Tieren eine bestimmte stationäre Gestaltung der entwicklungsphysiologischen Bedingungen sich hergestellt hat, die immer wieder zu dem gleichen Ergebnis führen muß.« Wolff ist geneigt, zu diesem Zwecke besondere nervöse Bahnen anzunehmen, auf denen die morphogenetischen Reize dem Regenerationsfelde zugeführt werden. Diese Annahme erscheint jedoch unnötig, da die durch meine Versuche erwiesene korrelative Entwicklung von Extremität und nervösem Centrum zur Erklärung vollkommen genügt. Hat das Centralnervensystem durch die erste Operation eine, wenn auch nicht sichtbare anormale Beschaffenheit erhalten, so genügen Entwicklungskorrelationen, die stets gleiche anormale Formbildung des Beines zu begründen.

Die Entwicklungshemmung der unverletzten Extremität kann schon bald nach der Operation einsetzen, wie aus den Fällen hervorgeht, in denen sie über das Stadium einer Mesenchymknospe nicht hinausgekommen ist. Es dürfte die Anschauung gerechtfertigt sein, daß zunächst die freie Extremität in der Entwicklung gehemmt wird und daß in Korrelation zu der mangelhaft entwickelten Gliedmaße der betreffende Teil des Extremitätengürtels dann auch eine Hemmung erleidet, da der Vermittler dieser Hemmung, das Nervensystem, in erster Linie in Beziehung steht zur Anlage der freien Extremität.

Fragen wir, ob in den Klumpfüßen das mangelhafte Muskelsystem verantwortlich zu machen ist für das mangelhafte Skelet oder dessen mangelhafte Bildung direkt auf die Beziehungen des Nervensystems zur Extremität zurückgeführt werden muß, so wird man sich für das letztere entscheiden. Denn die Ausbildung von Skelet und Muskulatur erfolgt normalerweise durchaus gleichzeitig und es kommt auch offenbar zu gleichzeitiger Hemmung, wie die Fälle nahelegen, in denen weder Muskeln noch Knorpelteile gebildet sind. Außerdem hat Braus (1906 2) die Unabhängigkeit der Skeletbildung von der Muskelbildung in der Flosse der Haie experimentell nachgewiesen, und nach Stiefler (1906) gibt es Fälle, in denen neben progressiver Muskelatrophie, die auf Veränderungen im Nervensystem zurückgeht, Knochenveränderungen auftreten, die ebenfalls direkt mit den degenerativen Veränderungen

des Nervensystems in Zusammenhang zu bringen sind. Auch das spricht dafür, daß die Beziehungen der Muskeln zum Skelet, die sicher vorhanden sind, lockerer sind als die Beziehungen des Nervensystems zu diesen Teilen, so daß in erster Linie durch Störung dieser letzteren Beziehungen mangelhafte Bildung von Skelet und Muskeln bewirkt wird.

C. Allgemeines.

In den Untersuchungen, die sich mit den Beziehungen des Nervensystems zur Entwicklung peripherer Organe befaßt haben, ist durchweg von einer morphogenetischen Funktion des Nervensystems die Rede, mag sie nun als bewiesen angesehen oder verworfen werden. Man sieht schon aus diesem Widerspruch, der schon oben gekennzeichnet wurde, daß der Begriff der morphogenetischen Funktion nicht geeignet erscheint, als allgemeine Grundlage für eine einheitliche Auffassung der Entwicklung zu dienen.

Die Annahme der morphogenetischen Funktion des Nervensystems als einer für das Nervensystem specifischen Betätigung in der Beeinflussung der embryonalen Formgestaltung verursacht schon bei Betrachtung der normalen Entwicklung Bedenken und stößt erst recht durch den nicht zu beseitigenden Widerspruch der Experimente auf Schwierigkeiten, die nicht weggeräumt werden können.

Durch diese morphogenetische Funktion würde das embryonale Nervensystem zum Formbildungscentrum, und man wird besonders dann geneigt sein, für das Vorhandensein eines solchen Centrums einzutreten, wenn man der Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile eine weitgehende Bedeutung in der Embryonalentwicklung einräumt. Denn beim Vorhandensein eines solchen Formbildungscentrums besteht nicht die Gefahr, daß der einheitliche Prozeß der Embryonalentwicklung, der ein einheitliches Individuum liefert, in lauter Einzelentwicklungen auseinanderfällt, wodurch die Entstehung eines einheitlichen Ganzen nicht gerade gefördert würde, wenn man nicht einen durch seine Konsequenzen unmöglichen extremen Evolutionismus annehmen will.

Jedenfalls muß, so lange kein Nervensystem vorhanden ist, die Existenz eines besonderen Formbildungscentrums von diesem Standpunkte aus abgelehnt werden; in dieser Zeit des Embryonallebens muß also die richtige Entwicklung anderweitig gewährleistet sein. Wenn das Nervensystem gebildet ist, kann es nur dann auf periphere Organe einen formregulierenden Einfluß ausüben, wenn es mit ihnen in Zusammenhang steht, denn der natürliche Weg vom nervösen Centrum zur Peripherie ist der periphere Nerv. Nun ist aber die Entwicklung

dieses Nerven keineswegs einwandfrei sicher gestellt, und nimmt man wie in der Ausläufertheorie eine sekundäre Verbindung von Centrum und Peripherie an, so muß die Zeit, wo der formgestaltende Einfluß des Nervensystems beginnt, für viele Organe und in unserm Falle auch für die Extremitäten noch sehr weit hinausgeschoben werden, und der Gedanke macht stutzig, warum denn die Entwicklung, die bis dahin ohne Nerveneinfluß ausgekommen ist, nun auf einmal unter einen solchen gebracht werden muß.

Mehr als derartige Gedankengänge sprechen gegen eine dem Nervensystem specifische morphogenetische Funktion die Ergebnisse zahlreicher Versuche, bei denen trotz Ausschaltung des Centralnervensystems die Entwicklung keine Einbuße erfuhr. Loeb (1896. S. 504) sagt daher mit Recht: Zum mindesten folgt daraus das eine, »daß die morphogenetischen Funktionen auch bei Tieren mit Centralnervensystem nicht so eng von diesem abhängen als die motorischen und sensorischen Funktionen«. Vor allem muß eine specifische morphogenetische Funktion des Nervensystems abgelehnt werden, weil die Entwicklung des Nervensystems von der Peripherie aus beeinflußt wird, also keine dominierende Stellung des Nervensystems in der Formbildung vorhanden ist.

Wenn man an der morphogenetischen Funktion des Nervensystems festhalten will, so bleibt, um die ungleichen Ergebnisse der verschiedenen Autoren einigermaßen in Einklang zu bringen, nichts andres übrig, als Perioden der Abhängigkeit mit solchen der Unabhängigkeit der Entwicklung vom Nervensystem abwechseln zu lassen, wie das Neumann (1902) versucht hat. Allerdings wird damit die Schwierigkeit nicht genügend gehoben. Denn wenn Neumann die erste Entwicklung der Muskeln (S. 463) vom Einfluß der Nervencentren abhängig sein läßt, so stehen dem die Versuche ven Schaper (1898) entgegen, in denen ganz junge Froschlarven ohne Hirn und Rückenmark sich abgesehen von den unmittelbar durch die Operationswunde bedingten Abweichungen ohne Abnormitäten entwickelten. Vielleicht allerdings war die Beobachtungsdauer in diesen Versuchen zu kurz.

Immerhin ergibt sich, daß die Betrachtung der Entwicklung auf eine breitere Basis zu stellen ist, und diese wird gefunden in der Ablehnung einer specifischen morphogenetischen Funktion des Nervensystems und in der Annahme einer allgemein korrelativen Entwicklung, die nicht allein zwischen Nervensystem und zugehörigen Organen, sondern zwischen allen Teilen des Embryos statthatt, in erster Linie naturgemäß zwischen den funktionell und morphologisch eng zusammengehörigen

Teilen, also auch ganz besonders zwischen Nervensystem und peripheren Organen. In Entwicklungskorrelation stehen zwei Organe, wenn das eine das andre in seiner Ausbildung der Größe oder der Qualität nach oder in beiden Richtungen beeinflußt. Streng genommen muß diese Beeinflussung eine wechselseitige sein, doch hat man sich daran gewöhnt, auch bei einseitiger Entwicklungsabhängigkeit, insbesondere wenn die Ursachen und Mittel derselben dunkel sind, von Korrelationen zu sprechen. Während noch in allen Fällen die Mittel, durch welche diese Beeinflussung vollzogen wird, unbekannt sind, wenn wir von rein mechanischer Berührung, wie sie etwa zwischen Hirn und Schädel in Betracht kommen kann, absehen, sind die Ursachen vielfach mehr oder minder klar, wie in dem vorliegenden Falle, wo sie zum Teil liegen in den überaus engen funktionellen Beziehungen zwischen Nervencentrum und Endorgan. Oft aber ist noch in keiner Richtung das Dunkel gelichtet, und wir müssen uns damit begnügen, die Tatsache der korrelativen Entwicklung festzustellen, wie z. B. zwischen Nervensystem und Nebenniere.

Einige derartige Korrelationen haben wiederholte Bearbeitung erfahren; so die Beziehungen zwischen Augenlinse und primärer Augenblase durch SPEMANN (1901, 1905); MENCL (1903); LE CRON (1907); dann die Frage der Abhängigkeit sekundärer Geschlechtsmerkmale im weiteren und engeren Sinne durch RÖRIG (1899. 1 u. 2, 1901); NUSSBAUM (1905, 1906, 1909); MEISENHEIMER (1908, 1909, 1911); HARMS (1909); TSCHIRWINSKY (1910); endlich das Verhältnis von Nebenniere und Nervensystem durch WEIGERT (1885, 1886); ZANDER (1890); ALEXANDER (1891); ILBERG (1901) u. a.; man vergleiche dazu auch die Abhandlung von BARFURTH (1906).

Geht aus diesen Untersuchungen das Bestehen von mannigfachen Entwicklungskorrelationen hervor, so wurden in der vorliegenden Abhandlung weitere derartige Beziehungen nachgewiesen, so zwischen freier Extremität, Beckengürtel und Wirbelsäule, zwischen Centralnervensystem und Extremität.

Es folgt hieraus zur Genüge, daß die Beeinflussung der Entwicklung keineswegs ein Specificum des Nervensystems ist, sondern daß zwischen allen Arten von Organen Entwicklungskorrelationen vorhanden sind. Allerdings ist zu beachten, daß diese Korrelationen nicht immer so innige sind, wie zwischen Nervensystem und peripherem Organ. Da für den Embryo kein besonderes Formbildungscentrum vorhanden ist, sind es die Entwicklungskorrelationen, welche die Individualentwicklung einheitlich gestalten, so daß aus dem Ei nicht eine Vielheit von

Organen, sondern ein einheitliches Individium mit Organen in einander durchaus entsprechender Ausbildung hervorgeht.

Nun haben wir gesehen, daß die Störung des einen Korrelationskomponenten, wie sie in den vorliegenden Versuchen in der Exstirpation der Beinanlagen gegeben ist, nicht immer eine Störung des zweiten Komponenten, in unserm Falle des Centralnervensystems, zur Folge hat, so daß die erstrebte Formreaktion ausbleibt. Dieses Ausbleiben der Formreaktion kann ungleich begründet sein. Zunächst tritt eine Entwicklungshemmung infolge Korrelationsstörung natürlich nur während der Dauer der eigentlichen Entwicklung ein. Deshalb ist die Zeit der Exstirpationen von großer Bedeutung; am Tier, dessen Ausbildung schon weit vorgeschritten ist, kann vielleicht noch eine Entwicklungshemmung erzielt werden, aber sie wird jedenfalls so gering sein, daß sie nicht nachweisbar ist. Daraus folgt schon, daß die Operationen der vorliegenden Versuche möglichst frühzeitig vorgenommen werden müssen und daß ein Ausbleiben des erstrebten Erfolges in der schon ungeeigneten Zeit der Exstirpation begründet sein kann. Ferner sind die Korrelationen meist nicht so einfach, daß nur zwei Komponenten in sie eingehen, so daß durch Ausfall des einen eine Störung sehr wahscheinlich in allen Fällen eintritt, wie es in meinen Versuchen am Rückenmark beobachtet worden ist. Das Gehirn steht zu den Extremitäten nur in mittelbarer Beziehung, und außerdem hängen die Gehirnzentren, insbesondere als Associationscentren, noch zugleich zusammen mit ganz andern peripheren Gebieten. Wenn nun das Ausbleiben der Beinentwicklung anormale Bildungen im Gehirn zur Folge hat, so darf man von vornherein annehmen, daß auch andre periphere Gebiete in solchen Korrelationen zum Gehirn stehen, und daß durch ungestörtes Bestehenbleiben dieser der Ausfall der Korrelationen zu der amputierten Beinanlage gewissermaßen wett gemacht wird, so daß keine Störung in der normalen Formbildung des Hirns eintreten kann. Daher darf es nicht befremden, wenn in einem bestimmten Hirnteil anormale Formbildung bei dem einen Individium gefunden wird, während eine solche bei einem zweiten Individium, das auf die gleiche Weise operiert wurde, nicht zu verzeichnen ist. Diese Beobachtung führt in Verbindung mit andern Erscheinungen noch auf Gedankengänge, die für uns wertvoll sind.

Die durch die Korrelationsstörung ausgelöste Entwicklungshemmung wird wenigstens in der Hinsicht nicht sofort wirksam, daß eine plötzliche, augenblickliche Hemmung auf dem Operationsstadium erfolgt, sondern das Wachstum und eventuell auch die Differenzierung des von der Hemmung betroffenen Teiles schreiten zunächst noch ein

Stück weiter vorwärts. Ferner haben meine Versuche gezeigt, daß unter gewissen Umständen die Wirksamkeit dieser Hemmung ganz oder in einem Teil des Nervensystems ausbleibt; endlich daß die durch Korrelationsstörung hervorgerufenen Bildungshemmungen in verschiedener Stärke auftreten. Sie sind z. B. im Spinalapparat in allen untersuchten Fällen vorhanden, im Gehirn manchmal garnicht oder in ungleichem Grade; bei primär fehlendem Hinterbein wurde eine zugehörige Beckenhälfte nie gefunden, dagegen war bei fehlendem Vorderbein stets ein Rudiment des Schultergürtels vorhanden. Daraus geht hervor, daß die Bindung der einzelnen Komponenten in den untersuchten Korrelationskomplexen keine starre, unnachgiebige, sondern eine elastische ist; sie ist nur im Grade der Festigkeit eine ungleiche; so finden sich von Korrelationen mit fester Bindung, die bei Störung stets eine Beeinflussung des ungestörten Komponenten zu zeigen pflegen, zu solchen mit lockerer Bindung, in deren Bereich keine Abänderung der Entwicklung durch Störung eines Komponenten bemerkbar wird, alle Übergänge. Die in vorliegender Untersuchung aufgedeckten Korrelationen sind, um einen Ausdruck der Technik zu gebrauchen, nicht zwangläufig, und es dürfte wohl nicht unzutreffend sein, diesen Satz auf alle Korrelationen auszudehnen. In dieser »Elastizität der Entwicklung« liegt die zweckmäßige Anpassungsfähigkeit des Organismus begründet, denn nur in elastisch gebundenen Korrelationskomplexen ist eine volle Ausnutzung der Einzelausbildung der Komponenten, ihre Einzelanpassung und zugleich die Gesamtanpassung des Organismus möglich.

Die Elastizität der Entwicklung und der Korrelationen läßt den Einzelteilen eine gewisse Selbständigkeit, die den korrelativen Charakter der Entwicklung verschleiern kann, sodaß man dazu kommt, von unabhängiger Entwicklung und Selbstdifferenzierung zu sprechen.

Es wurde vorhin betont, daß der Erfolg der durch die Korrelationsstörung erzielten Entwicklungshemmung nicht unmittelbar nach der Exstirpation zutage tritt, sondern daß das von der Hemmung betroffene Organ zunächst noch weiter wächst und unter Umständen auch in der Differenzierung fortschreitet. Nun muß sicher angenommen werden, daß die Entwicklungskorrelationen von der ersten Entwicklung eines Organs an wirksam sind. Eine Zeit der absoluten Selbstdifferenzierung gibt es nicht. Allerdings können Korrelationen zwischen zwei Organen erst dann wirksam sein, wenn diese Organe direkt oder indirekt irgendwie miteinander in Verbindung treten können. Wird z. B. die Verbindung von Nervensystem und Beinanlage erst sekundär

hergestellt, so kann auch die Korrelation zwischen ihnen erst dann eintreten, da es unwahrscheinlich ist, daß die gegenseitige Beeinflussung sich eines dritten Mittels, etwa der Körpersäfte, wie das für Geschlechtsorgane und sekundäre Geschlechtsmerkmale vielleicht zutrifft, bedient. Es ist aber zu bedenken, daß selbst vor dieser Vereinigung der beiden Organe keines von beiden ohne Korrelationen zu anderen seiner Umgebung sich bildet, so daß eine absolut korrelationslose Zeit nie vorhanden ist. Nur gegenüber einem bestimmten Organ oder gegenüber bestimmten Organkomplexen kann von Korrelationsfreiheit gesprochen werden; es gibt nur eine relative Selbstdifferenzierung.

Wenn so die Entwicklungskorrelationen vom ersten Augenblick der möglichen Organbeziehungen an als wirksam angenommen werden müssen, so wird auch die Störung der Korrelation von ihrem Beginn an wirksam sein. Können die Korrelationen gewissermaßen als Richtungskomponenten für den Gang der Entwicklung bezeichnet werden, so muß auch der Ausfall einer oder mehrerer solcher Richtungskomponenten sogleich die Entwicklungsrichtung einer Abänderung zudrängen. Etwas andres ist es aber, ob diese Beeinflussung der Entwicklungsrichtung im selben Augenblick schon in einer abnormen Formgestaltung sich kundgibt oder ob nicht vielmehr noch die Formbildung zunächst in normaler, anscheinend ungestörter Weise verläuft. Das letztere ist ja tatsächlich der Fall. Wie aber ist das zu erklären, daß trotz Ausfalls bestimmter Richtungskomponenten erst nach ziemlich langer Zeit sich ein Abschwenken der Formbildung bemerkbar macht? Wir müssen den elementaren cellulären Prozessen, die den Formbildungsvorgängen und allen Lebenserscheinungen zugrunde liegen und deren wirkliche Natur uns noch gänzlich unbekannt ist, eine gewisse Wucht oder vielleicht besser gesagt eine bestimmte Trägheit oder ein Beharrungsvermögen zuschreiben, daß diese Prozesse trotz Ausfalls oder Hinzutretens von Richtungskomponenten — was von beiden durch die Korrelationsstörung geschieht, wissen wir ja streng genommen nicht — noch eine verhältnismäßig lange Zeit in der einmal eingeschlagenen Richtung festhält und im allgemeinen kein plötzliches Abbiegen gestattet. Dadurch unterscheidet sich diese »Trägheit der cellularen Lebensprozesse« von der Trägheit im rein physikalischen Sinne. In einem physikalischen Bewegungsprozeß wird durch Hinzufügen oder Entziehen einer Komponente im selben Augenblick eine Änderung herbeigeführt. Da wir uns letzten Grundes die Wirkungen der Entwicklungskorrelationen als Wirkungen von Energien auf das beeinflußte Organ vorstellen müssen, so mag es auf den ersten Blick befremden, daß trotz Ausfalls oder

Hinzukommens solcher in den Korrelationen wirksamen Energien nicht sofort eine Änderung des cellulären Prozesses eintritt. Aber dem ist entgegenzuhalten, daß diese Energieänderung im Organismus parallelisiert werden kann durch Einführung andrer Energiemengen, die von außen in die Zelle gelangen, sei es aus der vom Organismus aufgenommenen Nahrung, aus Reservestoffen oder aus der in Licht und Wärme sich darbietenden freien Energie der Umgebung. Die Annahme der oben charakterisierten »Trägheit der elementaren Lebensprozesse« braucht daher keineswegs in Widerspruch mit den auf physikalischen Beobachtungen beruhenden Energiegesetzen zu stehen.

Wurde zunächst diese »biologische Trägheit« abgeleitet aus Entwicklungsprozessen, so ist leicht ersichtlich, daß sie in allen Lebensprozessen auftritt. Diese Trägheit der elementarsten in der Zelle sich abspielenden Vorgänge hilft zunächst noch z. B. dem Organismus unter veränderten Bedingungen in seiner alten Weise weiter leben. Diese Trägheit, die jedenfalls unter Ausnutzung von außen zugeführter Energiemengen den Elementarprozessen in der organisierten Materie gewissermaßen eine überschüssige Wucht verleiht, ist eben dadurch die Vorbedingung für das Leben überhaupt und für alle Entwicklung, die ja kein vereinfachendes Entfalten, sondern ein Komplizieren ist. Denn nur durch jene Trägheit und die ihr innewohnende Wucht, die aufrecht erhalten werden kann durch von außen zugeführte Energiemengen, kann aus dem Einfacheren das Kompliziertere entstehen. Im Rahmen dieser Arbeit mögen diese Ausführungen genügen.

Die eigentliche Natur der hier besprochenen Trägheit der Elementarprozesse kennen wir nicht; wie können nur das Vorhandensein dieser Trägheit feststellen. Sie äußert sich in dem Festhalten einmal gegebener Funktionen, Formen und Formbildungen, ist aber gleichwohl mit der Vererbung im engeren Sinne nicht identisch. Diese letztere besteht in der Übertragung elterlicher Anlagen auf die Nachkommen und bildet so das Mittel, im Laufe der Generationen den Bestand der vorhandenen Qualitäten zu sichern. Durch die Anlagen werden die Elementarprozesse in bestimmter Richtung in Gang gesetzt. Die Trägheit dieser Prozesse aber sorgt dafür, daß bei Einwirkung ablenkender innerer oder äußerer Faktoren diese Richtung wenigstens noch eine gewisse Zeit unverändert beibehalten wird, so daß unter Umständen jene Faktoren ganz wirkungslos bleiben.

Die Trägheit der Elementarprozesse und die mit ihr Hand in Hand gehende Elastizität der Korrelationen sind es nun, welche in befriedi-

gender Weise die Widersprüche heben, welche sich auf dem von vorliegender Untersuchung berührten Arbeitsgebiete ergeben haben.

Zunächst ermöglichen die beiden Begriffe es, die Bedeutung der Zeit für die Ausführung der Operationen, welche Korrelationsstörungen zum Ziel haben, näher zu würdigen. Die Erbmassen, welche in der jungen Organanlage enthalten sind, bestimmen die Richtung der Entwicklung und da diese Erbmassen schon in den ersten Bildungszellen der Organanlage vorhanden sind, ist die Entwicklungsrichtung in gewisser Weise, wenn auch durchaus nicht ausschließlich von vornherein festgelegt; nicht ausschließlich, weil die Entwicklung nicht reine Evolution ist, sondern durch Korrelationen der Quantität wie der Qualität nach mitbestimmt wird. Tritt nun durch absichtliche Operation oder unabsichtliche Verletzung eine Korrelationsstörung ein, so kann die Entwicklung trotzdem normal weiter verlaufen, nämlich dann, wenn die bis zur Beendigung der Entwicklung verbleibende Zeit zu kurz ist, als daß infolge der Elastizität der Korrelationen und der Trägheit der Elementarprozesse ein Abschwenken der Entwicklung eintreten könnte. Bis die Korrelationsstörung in Wirksamkeit treten kann, ist dann die Entwicklung schon vollendet. Es ist somit erforderlich, jene Operationen so früh wie möglich vorzunehmen. Ferner ist es ohne weiteres einleuchtend, daß die Störung von Entwicklungskorrelationen, welche ja gerade im werdenden Organismus bestehen, auf vorgeschrittenen Entwicklungsstadien, wo die Ausbildung der einzelnen Korrelationskomponenten schon mehr und mehr dem Ende sich nähert, nicht mehr von großen Entwicklungsänderungen begleitet sein kann.

Bleibt nun infolge der biologischen Trägheit und der Elastizität der Korrelationen eine Entwicklungsänderung aus, so kann eine unabhängige Entwicklung oder Selbstdifferenzierung der Teile vorgetäuscht werden, obwohl sie tatsächlich nicht vorhanden ist, sondern nur die Abhängigkeit der Entwicklung nicht zutage getreten ist. Ferner kann sich als Ergebnis von Versuchen die Selbstdifferenzierung der Organe herausstellen, wenn die elastische Bindung der Korrelationen zu schwach ist, um die Trägheit der Entwicklungsprozesse zu überwinden. Organsysteme, die in engen funktionellen Beziehungen zueinanderstehen und bei denen das eine im Laufe der Stammesentwicklung von dem andern sicherlich in seiner besonderen Ausgestaltung — wenn auch zunächst nur durch die Funktion — beeinflußt worden ist, wie Skeletsystem und Muskelsystem, können offenbar nicht vollständig ohne Entwicklungskorrelationen in der Individualentwicklung ihre für einander bestimmte Ausgestaltung erfahren. Nun haben die Versuche

von Braus (1906) gezeigt, daß durch Störung der Muskelentwicklung keine Abänderung in der Skeletbildung erzeugt wird, und Braus hat daraus geschlossen, daß das Skelet sich unabhängig von der Muskulatur entwickelt und daß hier ein Fall von Selbstdifferenzierung vorliegt. Das darf aber nur cum grano salis gesagt werden. Denn wenn auch zuzugeben ist, daß die Korrelationen zwischen Skelet und Muskeln zu schwach sind, um bei Störung die Trägheit der Einzelkomponenten zu überwinden, so ist auf Umwegen, insbesondere durch Korrelation zum Nervensystem für eine korrelative Entwicklung beider Organsysteme gesorgt und eben durch das Bestehen anderer Korrelationen kann die Eigenkorrelation von Muskel und Skelet weniger fest gebunden sein. Jedenfalls darf man in solchen Fällen nur von Selbstdifferenzierung gegenüber einem andern System sprechen. Richtiger ist es, ein solches Verhalten als Verdeckung der korrelativen Entwicklung zu bezeichnen, und man wird nicht fehlgehen, dieses Verdecktsein als sekundären Zustand zu bezeichnen. Dieser Zustand ist also herbeigeführt zu denken durch die sekundäre Lockerung der an sich schon elastischen Bindung der Korrelationen. Dabei ist aber zu bedenken, daß bei einer solchen selbständigen Differenzierung eines Komplexes innerhalb dieses Komplexes selbst noch nicht auf Korrelationsfreiheit geschlossen werden darf, so daß auch dann die Selbstdifferenzierung nur eine relative zu nennen ist. Dabei überwiegt die biologische Trägheit der Einzeldifferenzierung gegenüber dem Korrelationsverhältnis; die Bindung der Korrelation ist zu nachgiebig und so schwach, daß sie gegenüber der Trägheit der in den Einzeldifferenzierungen zum Ausdruck kommenden Elementarprozesse vollständig — wenigstens für unsre Beobachtungsmittel — zurücktritt.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Entwicklungskorrelationen nicht bloß zwischen zwei Komponenten bestehen können, sondern daß sie im allgemeinen komplizierter zusammengesetzt sein werden, so daß durch Störung eines Komponenten keine Abweichung der Entwicklung erzielt wird, wie schon oben bezüglich des Mittelhirns in den vorliegenden Versuchen ausgeführt wurde.

Wir können diese Betrachtungen dahin zusammenfassen, daß bei den ungleichen Versuchsergebnissen nicht das eine Mal unabhängige, das andre Mal abhängige Entwicklung vorlag, sondern daß es richtiger ist, eine allgemein korrelative Entwicklung anzunehmen und die Widersprüche darauf zurückzuführen, daß dieser korrelative Charakter der Entwicklung durch verschiedene Momente verschleiert sein kann, so

daß er für unsre Beobachtung gar nicht zutage tritt und man dann scheinbar Selbstdifferenzierung erhält.

Die Methode, welche für die Versuche der vorliegenden Untersuchung angewandt wurde, fußt vollständig auf dem korrelativen Charakter der Entwicklung. Dadurch unterscheidet sie sich von der von GUDDEN eingeführten Methode, bei welcher Atrophie und sekundäre Degeneration eine Rolle spielen. Bei den Operationen nach letzterer Methode wird im allgemeinen nur die Funktion ausgeschaltet. Der Erfolg bezüglich des Nervensystems ist eine Beeinflussung der direkt zugehörigen Centren. Die in der embryonalen Amputation zur Ausführung kommende Korrelationsmethode hebt außer den funktionellen Beziehungen auch die Formbildungsbeziehungen zwischen Peripherie und Centrum auf und erzielt so ohne Degenerationserscheinungen und Atrophien in den Centren, welche unmittelbar und mittelbar zum Operationsgebiete in Beziehung stehen, Entwicklungshemmungen.

D. Die Lokalisation der Extremitäten im Gehirn.

Wir pflegen das Gehirn der Wirbeltiere in fünf hintereinander liegende Abschnitte einzuteilen und die einzelnen Abschnitte bei den verschiedenen Gruppen einander homolog zu setzen. Die Gesichtspunkte, welche dieser Homologisierung zugrunde liegen, sind entnommen der vergleichend-anatomischen Betrachtung und der Entwicklungsgeschichte. In der ersten Gliederung des Gehirns zeigt sich überall eine große Übereinstimmung und am reifen Gehirn bieten die Austritte der Nerven vor allem Stützpunkte für die Homologisierung der einzelnen Abschnitte. Für die morphologische Gleichwertigkeit spielt im allgemeinen die spezielle Funktion der zu vergleichenden Organe keine Rolle; die Funktion kann eine ganz ungleiche sein, wie bei Lunge und Schwimmblase, um ein elementares Beispiel zu nennen. Daher ist auch bei der vergleichenden Morphologie des Gehirns die Funktion der einzelnen Abschnitte nur in untergeordnetem Grade herangezogen worden. Es frägt sich aber, ob eine solche geringe Berücksichtigung der Funktion beim Gehirn angebracht ist. Im allgemeinen besteht zwischen homologen Organen, deren Funktion eine verschiedene ist, entwicklungsgeschichtlich gar keiner und morphologisch nur ein gradueller Unterschied, der dem Funktionswechsel entspricht. Wie aber steht es damit bei zwei Gehirnabschnitten, welche anscheinend die gleichen Lagerungsverhältnisse und die gleiche Reihenfolge der Abgliederung vom embryonalen Hirn aufweisen, deren allgemeine Funktion aber eine ungleiche ist? Diese Ungleichheit der Funktion beruht doch in diesem Falle

nicht auf einer graduell verschiedenen Ausbildung in Anpassung an einen Funktionswechsel, sondern geht zurück auf einer den Lagerungsverhältnissen nach ungleiche Anordnung der zu den peripheren Nerven in Beziehung stehenden Centren. Setzen wir z. B. den Fall, daß die Coordination der Bewegung bei einer Form vom Kleinhirn, bei einer andern vom Mittelhirn besorgt werde, so heißt das doch nichts anderes, als daß in jenem Falle im Kleinhirn bestimmte Kerne liegen, die wir in diesem Falle im Mittelhirn zu suchen haben. Es liegt also nicht eine graduell ungleiche Ausbildung der einzelnen Bestandteile der beiden Hirnabschnitte vor, sondern eine grundsätzliche anatomische Verschiedenheit. Das Kleinhirn der zweiten Form enthält dann bestimmte Teile nicht in einer von den Verhältnissen der ersten Form abweichenden Beschaffenheit, sondern enthält sie überhaupt nicht, und das Umgekehrte würde für das Mittelhirn gelten. So entspricht der ungleichen Funktion keine graduell ungleiche Ausbildung, sondern eine grundsätzlich verschiedene anatomische Anordnung der Nervencentren und Nervenbahnen. Aus diesen kurzen Betrachtungen geht immerhin das eine hervor, daß die Bedeutung der allgemeinen Funktion bei Homologisierung der Gehirnabschnitte nicht unterschätzt werden darf. Diesem Gedanken hat auch Burckhardt (1898, S. 133) Ausdruck verliehen, wenn er sagt: »Hirnbläschen . . . sind Bildungen, die viel zu stark unter dem Einfluß der Funktion stehen, als daß wir sie als Maße einer genetischen Betrachtung des Gehirns zugrunde legen dürften.«

Schon in der Einleitung zu der vorliegenden Abhandlung wurde auf die Schwierigkeiten hingewiesen, welche sich bei Berücksichtigung der Funktion für die Gleichbewertung des Kleinhirns bei den verschiedenen Gruppen der Vertebraten ergeben. Bei den Säugern steht das Cerebellum unzweifelhaft in Beziehung zu den Bewegungen der paarigen Extremitäten, und der Gedanke liegt nahe, seine bedeutende Ausbildung in Beziehung zu bringen mit der Wichtigkeit der paarigen Extremitäten bei der genannten Gruppe. Allgemein scheitert aber eine solche Verknüpfung daran, daß wir Tiere kennen, deren Kleinhirn trotz hervorragender Bedeutung der paarigen Extremitäten nur sehr gering entwickelt ist (anure Amphibien), während es bei Tieren, deren paarige Extremitäten eine nur untergeordnete Rolle spielen, eine mächtige Ausbildung aufweisen kann (Haie). Da das Cerebellum auch für die Bewegungen der Wirbelsäulenmuskulatur von Bedeutung ist, könnte man meinen, seine mächtige Entwicklung bei Haien stehe in Beziehung zur locomotorischen Wirbelsäule. Dem steht aber vor allem entgegen

die geringe Ausbildung des Kleinhirns bei den Cyclostomen, die doch auch eine locomotorische Wirbelsäule besitzen.

Vorliegende Untersuchung will in erster Linie die Frage nach den Beziehungen der paarigen Extremitäten zur Ausgestaltung des Hirns lösen helfen. Sie streift also auch die Frage, ob bei Auftreten von paarigen Gliedmaßen einer von den allgemein angenommenen Hirnteilen eine der mehr und mehr zunehmenden Bedeutung der Extremitäten entsprechende Ausbildung erfährt, so daß schon die äußere Formgestaltung des Gehirns eine bestimmte einheitliche Richtung nimmt. Der obige kurze Vergleich der Kleinhirnformen bei verschiedenen Gruppen genügt schon, diese Frage zu verneinen; ebensowenig prägt sich in der äußeren Formbildung des Hirns die größere oder geringere Bedeutung der locomotorischen Wirbelsäule aus.

Die im allgemeinen übliche Einteilung des Gehirns und die verbreitetste Art der Homologisierung der einzelnen Abschnitte ist nicht immer unwidersprochen geblieben. Zuerst hat Miklucho-Maklay (1868, 1870) und im Anschlusse an ihn vorübergehend Gegenbaur (1870) eine von der alten und jetzt wohl allgemein gebräuchlichen Einteilung abweichende Bezeichnung eingeführt. Insbesondere war es das Kleinhirn, das zu dieser ungleichen Deutung Anlaß gab. Der von den Autoren bei den Selachiern als Cerebellum bezeichnete Hirnteil wurde von Miklucho-Maklay als Mittelhirn gedeutet; nach ihm ist das Cerebellum oder der vierte Gehirnteil nur eine Leiste an der Grenze des Mittelhirns; das Mittelhirn der Autoren ist als Zwischenhirn anzusprechen. In gleicher Richtung sprach sich Gegenbaur aus (1870). Auch Burckhardt (1898) hat eine von der allgemeinen Ansicht abweichende Auffassung vertreten, doch ist auch er mit seiner Deutung nicht durchgedrungen. Gegen Miklucho-Maklay hat sich namentlich Stieda (1869, 1873) gewandt, der die traditionelle Auffassung verteidigte.

Die Deutung der einzelnen Gehirnabschnitte wird jedenfalls einwandfrei nur gelingen unter Berücksichtigung der Funktion und der dieser zugrunde liegenden anatomischen Beziehungen zu den peripheren Organen. Uns interessieren hier von diesen Beziehungen besonders diejenigen zu den paarigen Extremitäten, deren Aufhellung ja in vorliegender Arbeit angestrebt wurde. Die Lokalisation der Extremitäten im Centralnervensystem kann zunächst festgestellt werden auf funktionsphysiologischem Wege, indem durch Reizung des Nervensystems die Funktion seiner einzelnen Bezirke ermittelt wird oder durch Exstirpation bestimmter Teile Ausfallserscheinungen hervorgerufen werden.

Bei günstigen Objekten kann aber das Ziel auch auf entwicklungsphysiologischem Wege erreicht werden, wie die vorliegende Untersuchung zeigt, indem die Extremitätencentren durch Correlationsstörung in der Entwicklung gehemmt und dadurch gekennzeichnet werden. Die letztere Methode hat den Vorzug, daß sie mehrere Centren gleichzeitig kenntlich machen kann und daß diese Kennzeichnung eine dauernde ist. Außerdem fallen Fehlerquellen, die bei unmittelbarer Reizung des Centralnervensystems nicht auszuschließen sind, fort.

Wenn nach frühzeitiger Exstirpation einer Extremitätenanlage ein Hirnteil Entwicklungshemmung zeigt, so genügt das zum Nachweis, daß in dem betreffenden Teil die Extremität lokalisiert ist. Umgekehrt aber folgt aus dem Ausbleiben dieser Formreaktion nicht unter allen Umständen, daß der reaktionslose Hirnteil kein Extremitätencentrum enthält. Das darf nur dann daraus geschlossen werden, wenn zugleich ein höheres Centrum Entwicklungshemmung zeigt. Denn, wie oben ausgeführt wurde, haben wir allen Grund zu der Annahme, daß die Hemmung von Centrum zu Centrum fortschreitet, daß aber niemals ein Centrum überschlagen wird. Es kommt wohl vor, daß nur das Rückenmark Formreaktion zeigt und nicht zugleich auch das Gehirn, aber daß (in der centripetalen Reihe der Reaktionen) z. B. das Mittelhirn eine Hemmung aufweist, ohne daß das Rückenmark in Mitleidenschaft gezogen ist, wurde nicht beobachtet.

In der Medulla oblongata wurde bei meinen Versuchen keine nachweisbare Hemmung der Entwicklung erzielt.

Die funktionsphysiologischen Untersuchungen, welche das verlängerte Mark beim Frosch berücksichtigt haben, stimmen in ihren Ergebnissen keineswegs überein. Nach Goltz (1869, S. 76) ist ein Frosch, der nur noch die Medulla oblongata und das Rückenmark besitzt, ganz unfähig zu kriechen und zu springen. Diese Beobachtung würde also meinem Befunde günstig sein. Steiner (1885) dagegen ist zu andern Ergebnissen gekommen. Er schreibt dem verlängertem Mark (Nackenmark) die größte Bedeutung für die Bewegung zu, indem er in den vordersten Teil des Nackenmarks das von ihm schlechthin als Hirncentrum bezeichnete einzige Locomotionscentrum verlegt. Nach Steiner liegen im vordersten Teile des Nackenmarks die Bewegungscentren für Kopf-, Rücken- und Extremitätenmuskeln. Ist das tatsächlich der Fall, so läßt sich mein negativer Befund dahin erklären, daß die Correlationsstörung durch Exstirpation eines Beines nicht genügt, gegenüber den bestehenbleibenden Correlationen, eine Entwicklungshemmung herbeizuführen. Anderseits ist aber die primäre Unterdrückung eines Beines

von sehr weitgehenden Hemmungen begleitet. Deshalb folgt aus meinen Versuchen zum mindesten, daß die Beziehungen des Nackenmarks zu den Gliedmaßen keine so innigen sind, wie STEINER es hinstellt, wenn überhaupt solche Beziehungen bestehen, was mit Recht zu bezweifeln ist. Denn in keinem Falle habe ich eine Formreaktion im Nackenmark beobachten können, selbst dann nicht, wenn Mittel- und Großhirn solche zeigten. Ein solches Überspringen von Centren widerspricht sowohl der Beobachtung als auch allgemeinen Erwägungen, wie sie oben S. 308 gegeben wurden. Ferner hat SCHRADER (1887) festgestellt, daß man die ganze Medulla bis zur Spitze des Calamus scriptorius entfernen kann und doch noch völlig koordinierte Locomotion erhält. »Es gibt also keine Stelle in der Medulla oblongata, nach deren Verletzung notwendig die koordinierte Fortbewegung aufhört« (S. 82). Diese Ungleichheit der Ergebnisse zeigt vor allem auch eine große Unzuverlässigkeit der funktionsphysiologischen Methode. Jedenfalls darf man mit vollem Recht den Schluß ziehen: Ein innig zur Extremitätenbewegung in Beziehung stehendes Centrum gibt es in der Medulla oblongata des Frosches nicht.

Bei meinen Exstirpationsversuchen ist in allen Fällen das Cerebellum reaktionslos geblieben, obwohl es zur Zeit der Beinexstirpationen der am wenigsten weit entwickelte Hirnteil war; bestand es doch erst aus den paarigen Anlagen (vgl. Fig. 6). Nach den experimentellen Untersuchungen von LEWANDOWSKY (1903) und MUNK (1906) steht bei Säugern das Kleinhirn zur Locomotion und insbesondere auch zur koordinierten Bewegung der Extremitäten in den engsten Beziehungen. Klinische Erfahrungen bestätigen das (vgl. z. B. ANTON 1903). Ebenso deutet die Embryonalentwicklung solche Beziehungen an; REICHHARDT (1906) hat durch Hirnwägungen gezeigt, daß das Kleinhirn von Tieren, welche von Geburt an motorisch lebhaft sind und sofort laufen können, bei der Geburt relativ schwerer ist als bei Tieren, welche erst später das Laufen erlernen. Es soll jedoch nicht versäumt werden, darauf hinzuweisen, daß bei einseitigem Kleinhirnmangel keine Bewegungsstörungen aufzutreten brauchen; ein solcher beim Menschen beobachteter Fall ist von NEUBÜRGER und EDINGER (1898) beschrieben worden.

Würde wie bei den höheren Wirbeltieren das Kleinhirn des Frosches das Koordinationsorgan für die Bewegungen der Extremitäten sein, so müßte es auf eine einseitige Beinexstirpation besonders stark mit einer Entwicklungshemmung antworten, da der primäre einseitige Ausfall eines Beines das Koordinationsorgan zwischen rechts und links empfindlich treffen muß. Das ist nun nicht der Fall, und wir schließen daraus:

beim Frosch steht das Kleinhirn weder zur Bewegung der Extremitäten überhaupt noch zur Koordination ihrer Bewegungen in Beziehung.

Goltz (1869) glaubt, nach Abtragung des Kleinhirns beim Frosch weitgehende Bewegungsstörungen beobachtet zu haben. Dem widerspricht aber Steiner (1885), der nach Abtragung des Gehirns bis zum Kleinhirn einschließlich (S. 42) keine andern Bewegungserscheinungen auftreten sah, als sie bei Abtragung des vor dem Kleinhirn gelegenen Gehirnbezirks beobachtet werden. Geringe Bewegungsstörungen nach alleiniger Abtragung des Cerebellum sollen allerdings vorkommen, doch kann man immerhin dagegen den Einwand erheben, daß sie bei der Schwierigkeit der Operation auf Verletzung der Umgebung und auf Reizungen, die von der Wunde ausgehen, zurückzuführen sind. Steiner legt dem Einfluß des Kleinhirns auf Bewegungen auf alle Fälle nur geringe Bedeutung bei (S. 57); das Kleinhirn hat nach ihm eine wenig ausgesprochene Funktion (S. 71). Daher hat auch einseitige Abtragung des Kleinhirns gar keine Bewegungsstörung zur Folge. Dies Resultat Steiners, das mit meinen Ergebnissen vollauf übereinstimmt, ist um so wertvoller, als es auch für Fische und Reptilien festgestellt wurde. Weder bei Knochenfischen (*Squalius cephalus* 1888, S. 29), noch bei Haien (*Scyllium catulus* und *Sc. canicula* S. 52) noch bei Eidechsen (*Lacerta viridis*, 1900, S. 13) wurden nach Kleinhirnabtragung Bewegungsstörungen beobachtet. Zu Unrecht hat Wlassak (1887) den geringen von Steiner beobachteten Bewegungsstörungen bei Kleinhirnabtragung große Bedeutung beigelegt und darauf (S. 133) ziemlich weitgehende Vermutungen aufgebaut.

Wir können jedenfalls feststellen, daß das Kleinhirn des Frosches mit den Bewegungen der Gliedmaßen nichts zu tun hat und daß es sich dadurch von dem Cerebellum der Säuger wesentlich unterscheidet, während sich Unabhängigkeit der Bewegung vom Kleinhirn nach Steiner auch bei Fischen und Eidechsen findet.

Bestehen schon bei Annahme der gleichen Funktion für die Homologisierung des gemeinhin als Kleinhirn angesprochenen Abschnittes Schwierigkeiten wegen des unverständlichen Ausbildungsgrades bei den verschiedenen Gruppen, so werden diese durch die Feststellung ungleicher Funktion bei verschiedenen Formen nur noch erhöht, und der Gedanke, daß die übliche Homologisierung unzutreffend sei, gewinnt wieder Boden.

Recht weitgehende Entwicklungshemmungen im Mittelhirn haben uns gezeigt, daß dieser Hirnteil enge Beziehungen zu den Extremitäten besitzt und oben schon wurde aus der Lebhaftigkeit der Beziehungen

gefolgert, daß wir es im Mittelhirn wahrscheinlich mit dem Koordinationsorgan der Bewegungen zu tun haben.

Schon SETSCHENOW (1863) und später mit ihm zusammen PASCHUTIN (1865) haben den Nachweis versucht, daß das Mittelhirn zu den Bewegungen der Extremitäten in Beziehung stehe, indem es Hemmungscentren für deren Reflexbewegungen enthalte. GOLTZ (1869) verlegt beim Frosch das Centralorgan für die feine Anpassung der Bewegungen, vermöge deren das Gleichgewicht erhalten wird, in die Lobi optici (= Mittelhirndach), da eine Zerstörung derselben plumpe Bewegungen und Ausfall der Gleichgewichtserhaltung zur Folge hat. BLASCHKO (1880) hat das bestritten und als Ergebnis seiner Versuche den Sitz des Gleichgewichtscentrums beim Frosch in die Pedunculi verlegt, die unter den Lobi optici herziehen. Illustriert das einerseits die Unsicherheit der funktionsphysiologischen Methode bei so kleinen Objekten, so stimmt BLASCHKOS Ergebnis anderseits mit einem meiner Befunde (Fall IV der Reihe B$^{?}$ = Fig. 30) überein, in dem sich geringere Ausbildung der einen Hälfte der basalen Mittelhirnteile zeigte. Eingehend hat sich STEINER (1885) mit dem Mittelhirn beschäftigt und ist zu einem Resultat gekommen, das dem BLASCHKOS entspricht. Einseitige Abtragung der Decke des Mittelhirns war ohne Folgen, dagegen traten bei einseitiger Abtragung der Basis Bewegungsstörungen auf; gänzliche Exstirpation des Mittelhirndaches bleibt für die Bewegung ohne Folgen, dagegen tritt bei Exstirpation der Basis unkoordiniertes Schwimmen ein. Entsprechende Resultate hat STEINER auch an Fischen und Eidechsen erhalten. Meine Ergebnisse zeigen aber gerade für das Mittelhirndach ganz unzweifelhaft enge Beziehungen zu den Extremitäten, d. h. mit anderen Worten doch nichts andres, als daß dieser Hirnteil zu den eigentlichen Bewegungsorganen und also damit zu deren Bewegungen in engem Zusammenhange steht.

Im Zwischenhirn habe ich keine regelmäßigen sicheren Formreaktionen erhalten. STEINER (1885) gibt an, daß nach gänzlicher Abtragung der Sehhügel (Thalami optici) Bewegungsstörungen eintreten, daß aber nach einseitiger Abtragung nur vorübergehende Störungen bemerkbar sind, bis nach 24 Stunden der Frosch nicht mehr von der geradlinigen Bewegung abweicht. SCHRADERS Mitteilungen (1887) stehen in Widerspruch damit, denn selbst ganz enthirnte Frösche sollen noch koordinierte Locomotion aufweisen. Das erscheint allerdings sehr zweifelhaft. Die Befunde der vorliegenden Arbeit erlauben es nicht mit Sicherheit die Frage zu entscheiden, wie weit das Zwischenhirn zu den Extremitäten in Beziehung steht. Abnorme Bildungen sind in diesem

Hirnteile nur in einem Falle wahrgenommen worden, ob sie sonst noch vorgekommen sind, lasse ich dahingestellt; mit Sicherheit wahrzunehmen waren sie nicht.

Bei den Säugern ist für die Ausführung der Bewegungen das Großhirn von besonderer Wichtigkeit. Die Lokalisation der Extremitäten ist u. a. durch Munk (1893) genau festgestellt worden. Auch die Beziehungen des Großhirns zu den Bewegungen von Rumpf- und Extremitätenmuskeln beim Frosch und andern niederen Wirbeltieren sind der Gegenstand von Untersuchungen gewesen.

Die in der vorliegenden Arbeit festgestellten Entwicklungshemmungen betrafen in einigen Fällen auch unzweifelhaft das Vorderhirn, so daß ein Vorhandensein von Beziehungen zu den Gliedmaßen feststeht.

Nach Goltz (1869) entbehrt der des Großhirns beraubte Frosch der freiwilligen Fortbewegung. Von besonderem Interesse für uns ist die Mitteilung von Langendorff (1876), daß durch Reizung einer bestimmten Zone der Großhirnhemisphären beim Frosch Bewegungen der Extremitäten und einiger Rumpfmuskeln ausgelöst werden. Diese Zone liegt im parietalen Abschnitt der Hemisphären. Damit stimmen meine Befunde gut überein. Durch einseitige Hemisphärenreizung erhielt Langendorff Bewegung der gekreuzten Extremitäten. Die von mir beschriebenen Entwicklungshemmungen betreffen, wenn sie vom Hinterbein ausgehen, vorwiegend die gleichseitige, wenn sie vom Vorderbein ausgehen, vorwiegend die gekreuzte Hemisphäre. Auch die Entwicklungshemmungen des Mittelhirndaches liegen bei einseitiger Reaktion gleichseitig. Hier scheint eine Schwierigkeit für die im allgemeinen als gekreuzt angenommene Lokalisation der Beine vorzuliegen; doch ändert das nichts an der Tatsache, daß Vorder- und Mittelhirn durch Entwicklungshemmung ihre Beziehungen zu den Gliedmaßen bekundet haben. Übrigens ist ja im Vorderhin gekreuzte Reaktion zu verzeichnen. Ferrier (1879) und Lapinsky (1899) haben Langendorffs Angaben bestätigt. Nach Steiner (1885) steht das Großhirn nur insofern zu den Bewegungen in Beziehung, als der großhirnlose Frosch keine Bewegung ohne äußeren Anreiz mehr ausführt; eigentliche Bewegungsstörungen treten dabei nicht auf.

Die vorliegende Untersuchung ist ausgegangen von den Schwierigkeiten, welche sich der vergleichenden Betrachtung des gemeinhin als Kleinhirn bezeichneten Hirnabschnittes entgegenstellen. Diese Hindernisse sind keineswegs aus dem Wege geräumt; sie erscheinen vielmehr verstärkt, so daß der von früheren Autoren schon vertretene Gedanke, das »Kleinhirn« der niederen Wirbeltiere entspreche nicht dem Klein-

hirn der Säuger, wieder mehr in den Vordergrund tritt. Weitere Untersuchungen müssen hier einsetzen. Insbesondere würden in dieser Hinsicht die genaue Feststellung der von den Entwicklungshemmungen betroffenen Bahnen und Kerne und die Wiederholung der hier beschriebenen Versuche an andersartig gebauten Gehirnen, etwa am Vogelgehirn, gute Dienste leisten. Beides soll versucht werden.

XI. Zusammenstellung der Ergebnisse.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung seien hier kurz zusammengestellt.

1) Bei *Rana fusca* wird die Anlage der Hinterbeine 2—3 Tage früher als die Anlage der Vorderbeine in der Form dichter Mesenchymanhäufung erkennbar.

2) Bei mäßig frühzeitiger Exstirpation nur einer oder mehrerer Gliedmaßenanlagen und Verhinderung einer Regeneration (Serie O) fehlt nur die in der Anlage exstirpierte Extremität; die übrigen Beine sind normal entwickelt.

3) Bei nicht ganz vollständiger Exstirpation der Beinanlage in diesem Alter tritt ein normal geformtes Regenerat auf. Es konnte aber als mindestens sehr wahrscheinlich nachgewiesen werden, daß besonders bei Exstirpationen an noch jüngeren Tieren eine einmalige Exstirpation genügt, jede Regeneration zu verhindern; nur muß dabei die ganze Anlage total entfernt sein.

4) Bei sehr frühzeitiger Exstirpation einer Beinanlage (Serien I und II) und der dadurch erzielten völligen Unterdrückung des betreffenden Beines zeigen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die drei andern Extremitäten schwere Mißbildungen in der Form von Entwicklungshemmungen (Verkrüppelungen, Klumpfuß).

5) In leichteren Fällen solcher Mißbildungen sind nur die distalen Glieder der nicht operierten Extremitäten betroffen; in weitergehenden kann die Kümmerung des ganzen Beines bis zur völligen Unterdrückung desselben gesteigert sein.

6) Nach frühzeitiger Exstirpation einer Hinterbeinanlage und dem dadurch bedingten Fehlen eines Hinterbeines fehlt stets die zugehörige Beckenhälfte vollständig; auch der zugehörige Querfortsatz des Sacralwirbels ist dann schwächer als normal entwickelt.

7) Bei dem durch frühzeitige Exstirpation der Anlage erzeugten Fehlen eines Vorderbeins fehlt die zugehörige Hälfte des Schultergürtels nie vollständig; sie ist vielmehr stets in der Form einer ungenügend entwickelten Knorpelspange (= Scapula + Suprascapula) vorhan-

den; der zugehörige Querfortsatz des zu ihr in Beziehung stehenden Wirbels ist ebenfalls weniger in Mitleidenschaft gezogen als der entsprechende Fortsatz des Sacralwirbels.

8) Die nach sehr frühzeitiger Exstirpation einer Beinanlage (Serien I und II) eintretenden Mißbildungen der übrigen Extremitäten bestehen in der Mehrzahl der Fälle nur in einer mangelhaften Formgestaltung der einzelnen Teile, wobei also Nerven, Muskeln, Gefäße und Skelet wohl vorhanden, aber namentlich das Skelet mißgestaltet sind. Jedoch kann die Hemmung soweit gehen, daß die verkümmerte Extremität nur aus Epidermis und Mesenchymgewebe besteht, wenn sie nicht gar ganz unterdrückt worden ist. Eigentliche pathologische Erscheinungen sind nie dabei zu verzeichnen.

9) Den verkrüppelten Beinen der unter 4) genannten Art entsprechen mangelhaft ausgebildete Extremitätengürtel, die je nach der Stärke der Mißbildung der freien Extremität eine mehr oder weniger unvollkommene Entwicklung oder Mißgestaltung aufweisen; das Gleiche gilt von den mit den Extremitätengürteln in Beziehung stehenden Teilen der Wirbelsäule.

10) Freie Gliedmaße, Extremitätengürtel und zugehöriger Teil des Achsenskelets zeigen einen wechselseitig entsprechenden Ausbildungsgrad, der auf Entwicklungscorrelationen zwischen diesen Teilen beruht.

11) Nach mäßig frühzeitiger embryonaler Exstirpation einer Beinanlage (Serie O) zeigt in günstigen Fällen am Ende der Metamorphose das periphere wie centrale Nervensystem durch Entwicklungshemmung hervorgerufene anormale Asymmetrien. Degenerative Erscheinungen treten dabei nirgends im Nervensystem auf.

12) Solche anormale Asymmetrien treten bei primärem Fehlen eines Beines stets auf im peripheren und spinalen System; sie kommen außerdem vor im Mittel- und Vorderhirn.

13) Im peripheren und spinalen Nervensystem bestehen die genannten Asymmetrien in der schwächeren, aber histologisch nicht degenerierten Ausbildung der zu dem fehlenden Bein gehörenden Nerven, Spinalganglien und Rückenmarkshälfte. Die Zellen der betroffenen Spinalganglien sind kleiner und geringer an Zahl als im normalen Zustande. Im Rückenmark fällt vor allem auf der Ausfall der großen motorischen Ganglienzellen der betroffenen Seite.

14) Im Mittelhirn wird die Asymmetrie hervorgerufen durch die Minderung der mit der Exstirpation gleichseitigen Hälfte. Von dieser Formminderung ist betroffen der median-dorsale Dachteil des Mittel-

hirns, also der gleichseitige Lobus opticus in seinem medianwärts gewandten Teile, namentlich im hinteren Bezirke des Mittelhirns und ferner der als Corpus quadrigeminum posterius zu bezeichnende dem hinteren basalen Teile des Mittelhirns angelagerte Bezirk. Die Formminderung besteht in einer geringeren Größe der bezeichneten Teile.

15) Im Vorderhirn ist die Formreaktion der Exstirpation eines Hinterbeines oder eines Vorderbeines ungleich lokalisiert. Nach frühzeitiger Fortnahme eines Hinterbeines ist die gleichseitige Hemisphäre im ganzen kleiner als die gekreuzte; in beiden Hemisphären ist außerdem die dorsal-laterale Wand in einer längslaufenden Rinne verdünnt. Fehlt ein Vorderbein, so ist die gekreuzte Hemisphäre im ganzen kleiner als die gleichseitige; letztere zeigt ferner dorsal-lateral eine ähnliche aber flachere Rinne wie beide Hemisphären bei Fehlen eines Hinterbeines.

16) Nach sehr frühzeitiger embryonaler Exstirpation einer Beinanlage und damit verbundener Mißbildung der drei andern Beine treten Entwicklungshemmungen in den gleichen Teilen auf wie bei den anormalen Asymmetrien. Was aber hier neu hinzutritt, ist die Erscheinung, daß die Entwicklungshemmung nicht beschränkt bleibt auf die Centren und Nerven des exstirpierten Beines, sondern übergreift auf die nervösen Centren der nicht operierten Extremitäten. So entstehen symmetrische Mißbildungen des Nervensystems.

17) Die Entwicklungshemmung bewirkt hierbei in typischen Fällen nicht nur eine geringere Größenentwicklung der betroffenen Teile, sondern auch das Unterbleiben der anatomisch-histologischen Differenzierung.

18) Hand in Hand mit den unter 16) erwähnten symmetrischen Anomalien des Nervensystems geht die unvollkommene Entwicklung der nicht operierten Extremitäten und ihrer Gürtel. Diese auf Entwicklungshemmung beruhende unvollkommene Ausbildung besteht entweder nur in einer ungenügenden und mißgeformten Gestaltung der distalen Beinglieder oder, durch Übergangsgrade damit verbunden, in der völligen Unterdrückung nichtoperierter Extremitäten.

19) Aus den gesamten experimentell erzielten Mißbildungen geht hervor, daß einerseits das periphere und centrale Nervensystem durch die Entwicklung peripherer Organe oder durch deren primäre Unterdrückung in seiner eigenen Formgestaltung beeinflußt wird, daß anderseits aber die normale Formbildung der nervösen Centren Voraussetzung ist für eine normale Entwicklung der Extremitäten. In diesen wechselseitigen Beziehungen treten echte Entwicklungscorrelationen zwischen Nervensystem und peripherem Organ zutage.

20) Die Mißbildungen der nicht operierten Giedmaßen, ihre eventuelle gänzliche Unterdrückung und die Klumpfußbildungen sind neurogenen Ursprungs. Es zeigt sich darin eine Beeinflussung der Embryonalentwicklung durch das Nervensystem, die aber nicht auf einer diesem spezifischen morphogenetischen Funktion beruht, sondern auf Entwicklungscorrelationen, wie vor allem aus der umgekehrten Beeinflussung der Gehirnentwicklung durch die Beinentwicklung hervorgeht.

21) Die Correlationen zwischen Nervensystem und peripherem Organ werden auch für die Regeneration dieses letzteren von Bedeutung. Ist infolge von dessen frühzeitiger Exstirpation zunächst der zugehörige Teil des Centralnervensystems geschädigt worden, so fällt eine etwaige später einsetzende Regeneration des peripheren Organs mangelhaft aus.

22) Die durch Exstirpation der Beinanlage erzielte Mißbildung des Centralnervensystems beruht auf Störung der Entwicklungscorrelationen zwischen diesen beiden Organen. Die Methode der embryonalen Exstirpation wird daher zweckmäßig als Correlationsmethode bezeichnet im Gegensatz zur Degenerationsmethode, die auf sekundäre Veränderungen nach späteren Amputationen angewiesen ist.

23) Die durch Correlationsstörung hervorgerufene Abänderung der embryonalen Formbildung tritt nicht sofort und nicht in allen Fällen ein. Daraus folgen die auf der unstarren Bindung der Correlationen beruhende Elastizität der Entwicklung und die mit dieser Hand in Hand gehende spezifische Trägheit der biologischen Elementarprozesse, welche bedingt, daß trotz Einwirkung abändernder Faktoren die vorliegende Entwicklungsrichtung zunächst beibehalten wird.

24) Durch die Elastizität der Entwicklung und die biologische Trägheit erhalten die einzelnen Teile des Organismus eine große Selbständigkeit der Formbildung, ohne daß sie aus dem Verbande des ganzen Organismus herausgelöst erscheinen. Auf diese Weise kann unter Umständen der correlative Charakter der Entwicklung verdeckt werden, so daß sekundär unabhängige Entwicklung (Selbstdifferenzierung) zur Beobachtung kommt.

25) Die Bindung der Correlationen ist eine unstarre und zwischen verschiedenen Teilen des werdenden Organismus ungleich fest, so daß die correlative Entwicklung in den Hintergrund treten und scheinbar, d. h. für unsre Beobachtungsmittel, reine Selbstdifferenzierung vorliegen kann. Man geht aber wohl nicht fehl in der Annahme, daß es sich dabei um sekundäre Zustände handelt, wobei die einander entsprechende Formgestaltung der beiden, sich »unabhängig« entwickelnden Organe anderweitig gesichert ist. Eine absolute Selbstdifferenzierung gibt es

daher nicht; man darf nur von einer relativen Selbstdifferenzierung sprechen.

26) Durch die Entwicklungshemmung ist die Lokalisation der paarigen Extremitäten des Frosches im Mittel- und Großhirn erwiesen. Am heftigsten reagiert hat das Mittelhirn, und man darf daher wohl annehmen, daß dort besonders lebhafte Beziehungen zur Extremitätenbewegung vorliegen. Es handelt sich deshalb wohl im Mittelhirn um das Koordinationsorgan.

27) Das Kleinhirn steht zu den Extremitäten in keiner Beziehung. Daher wird die Frage nach der Gleichwertigkeit des jetzt allgemein als »Kleinhirn« bezeichneten Hirnabschnittes bei allen Wirbeltieren und im Anschlusse daran die Frage nach der Homologie der einzelnen Hirnteile überhaupt in den Vordergrund gestellt. Jene Gleichwertigkeit des Kleinhirns bei allen Wirbeltieren muß als sehr zweifelhaft angesehen werden, insbesondere weil funktionelle Gleichwertigkeit des Cerebellums nicht besteht.

Göttingen, im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1824. Tiedemann, Beobachtungen über Mißbildungen des Gehirns und seiner Nerven. Zeitschr. f. Physiol. Bd. I. S. 70.

1827. Mayr, Beschreibung einer Mißgeburt mit völligem Mangel der Organe des Urinsystems sowie auch sehr mangelhafter Entwicklung der Geschlechtsteile und der Cauda equina des Rückenmarks. Zeitschr. f. Physiol. Bd. II S. 36—46.

1829. Alessandrini, in Annali di storia naturale, Bologna. Bd. II. p. 27.

1839. Alessandrini, An quinam nervi conferant ad evolutionem et incrementum systematis muscularis. Novi commentarii academiae scientiarum instituti Bononiensis. T. III. Bononiae.

1851. Waller, Nouvelle méthode pour l'étude du système nerveux. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris. Bd. 33. p. 606—611.

1851. E. H. Weber, Über die Abhängigkeit der Entstehung der animalischen Muskeln von den animalischen Nerven. Arch. f. Anat. u. Phys. S. 547.

1852. Waller, Recherches expérimentales sur la structure et les fonctions des ganglions. Compt. rend. d. l'Acad. d. Sc. Bd. 34 und in Müllers Arch. 1852.

1852. — Sixième-Neuvième Mémoire sur le système nerveux. Compt. rend. d. l'Acad. d. Sc. Bd. XXXIV, XXXV, XXXVI. Septième Bd. XXXV. p. 301—306.

1854. H. Barkow, Beiträge zur pathologischen Entwicklungsgeschichte. I. Abt. Breslau.

1857. R. Virchow, Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes. Berlin.

1862. Welcker, Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels. Leipzig.

1863. J. Setschenow, Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarks im Gehirne des Frosches. Berlin.

1864. V. Hensen, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarven. Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. Bd. XXXI.

1865. Setschenow u. Paschutin, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin.

1868. Miklucho-Maklay, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Gehirns. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. Bd. IV. S. 553.

1868. A. Vulpian, Influence de l'abolition d. fonctions d. nerfs sur la région de la moëlle épinière qui leur donne origine. Arch. de physiol. Bd. I. p. 443.

1869. F. Goltz, Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin.

1869. L. Stieda, Studien über das zentrale Nervensystem der Wirbeltiere. Diese Zeitschr. Bd. XX. S. 273—456. Tafel 17—20.

1870. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

1870. B. v. Gudden, Experimentaluntersuchungen über das periphere und zentrale Nervensystem. Arch. f. Psychiatrie. Bd. II. S. 693—723.

1870. Miklucho-Maklay, Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. Leipzig. I. Das Gehirn der Selachier. II. Mittelhirn der Ganoiden und Teleostier.

1873. J.Th. Dickson, On the changes which occur in the spinal cord after amputation of a limb, compared with the changes found in association with progressive muscular atrophy. Trans. of the patholog. Soc. of London. Bd. XXIV. p. 2.

1873. N. Friedreich, Über progressive Muskelatrophie. Berlin.

1873. Hayem, Des altérations de la moëlle consécutives à l'arrachement du nerv sciatique chez le lapin. Arch. d. Physiol. norm. et pathol. Bd. V.

1873. L. Stieda, Über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns. Diese Zeitschr. Bd. XXIII.

1874. B. v. Gudden, Experimentaluntersuchungen über das Schädelwachstum. München.

1876. O. Langendorff, Über die elektrische Erregbarkeit der Großhirnhemisphäre des Frosches. Zentralbl. f. d. med. Wiss. S. 945—946. Vorläufige Mitteilung.

1877. E. F. Gurlt, Über tierische Mißgeburten, ein Beitrag zur pathologischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 20 Taf.

1877. Mayser, Experimenteller Beitrag zur Kenntnis des Baues des Kaninchenrückenmarks. Arch. f. Psychiatrie. Bd. VII.

1879. D. Ferrier, Die Funktionen des Gehirns. Übersetzung von H. Obersteiner. Braunschweig.

1879. B. v. Gudden, Über die Kreuzung der Nervenfasern im Chiasma nervorum opticorum. Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXV. S. 1—56. Taf. 1—4.

1880. A. Blaschko, Das Sehzentrum der Frösche. Med. Dissert. Berlin.

1882. L. Edinger, Rückenmark und Gehirn in einem Falle von angeborenem Mangel eines Vorderarmes. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiolog.

1882. C. v. Monakow, Über einige durch Exstirpation zircumscripter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungshemmungen des Kaninchengehirns. Arch. f. Psychiatrie. Bd. XII. S. 141—156, 335—549. 2 Taf.

1883. C. v. Monakow, Experimenteller Beitrag zur Kenntnis des Corpus restiforme, des äußeren Akustikuskernes und deren Beziehungen zum Rükkenmark. Arch. f. Psychiatrie. Bd. XIV. S. 1—16, 699—751. Taf. 1 u. 7.

1884. Hayem et Gilbert, Note sur les Modifications du système nerveux chez un amputé. Arch. d. physiol. norm. et path. Bd. III. p. 430—443. 1. Taf.

1885—1900. J. Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems u. ihre Phylogenese. Braunschweig. I. Abt.: Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns 1885. II. Abt.: Die Fische. 1888. III. Abt.: Die wirbellosen Tiere. 1898. IV. Abt.: Reptilien, Rückenmarksreflexe, Vermischtes. 1900.

1885. C. Weigert, Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virchows Arch. Bd. C. S. 176—179.

1886. A. Braun, Über die Varietäten des Plexus lumbosacralis von Rana. Med. Dissert. Bonn.

1886. B. v. Gudden, in Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie.

1886. F. Tuckermann, Supernumerary leg in a male frog. Journ. of Anat. and Physiolog. Bd. XX. p. 516—519. Taf. 16.

1886. C. Weigert, Nachtrag zu der Mitteilung: Über Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virchows Arch. Bd. CIII. S. 204.

1886. Wiglesworth, A case in which an old amputation of the left upper arm was associated with an atrophy of the right ascending parietal convolution. Referat in Zentralbl. f. d. med. Wiss. Jahrg. XXIV.

1887. D. Barfurth, Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIX. S. 1—28. Taf. 1.

1887. Forel, Einige hirnanatomische Betrachtungen und ihre Ergebnisse. Arch. f. Psychiatrie. Bd. XVIII. Taf. 6 und 7.

1887. M. Joseph, Zur Physiologie der Spinalganglien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiolog. Abt.

1887. Krause, Über aufsteigende und absteigende Nervendegeneration. Dubois-Reymonds Arch. S. 367.

1887. M. E. G. Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. (Vorläufige Mitteilung.) Pflügers Arch. Bd. XLI. S. 75—90.

1887. R. Wlassak, Das Kleinhirn des Frosches. Arch. für Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. Suppl. Bd. S. 109—137. Taf. 12—13.

1888. E. A. Homén, Die histologischen Veränderungen in den peripherischen Nerven, den Spinalganglien und dem Rückenmarke infolge von Amputation. Neurol. Zentralbl. Jahrg. VII. S. 66—68.

1888. P. Jordan, Die Entwicklung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Dissert. Leipzig. 2 Taf.

1888. Samuel, Das Gewebswachstum bei Störungen der Innervation. Virchows Arch. Bd. CXIII. S. 272—314.

1889. A. v. Sass, Experimentelle Untersuchungen über die Beziehung der motorischen Ganglienzellen der Medulla spinalis zu peripherischen Nerven. Virchows Arch. Bd. CXVI. S. 243—260. Taf. 4.

1890. E. A. Homén, Über Veränderungen des Nervensystems nach Amputationen. Zieglers Beiträge. Bd. VIII. S. 304.

1890. Nissl, Veränderungen der Ganglienzellen des Facialis nach Ausreißung des Nerven. Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie. Bd. XLVIII. S. 197.

1890. R. Zander, Über funktionelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu andern Organen, speziell zum Großhirn. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Patholog. Bd. VII. S. 441—534.

1891. C. Alexander, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem. Zieglers Beitr. Bd. XI. S. 145—197.

1891. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 17.: Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. X. S. 255—341. Taf. 16—22.

1892. E. Bregmann, Über experimentelle aufsteigende Degeneration motorischer und sensibler Hirnnerven. Jahrb. f. Psychiatrie. Bd. XI. S. 73. Taf. 6—8.

1892. L. Darkschewitsch, Über die Veränderungen in dem zentralen Abschnitt eines motorischen Nerven bei Verletzung des peripheren Abschnittes. Neurol. Zentralbl. Jahrg. XI. S. 658.

1892. L. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn. Abhdl. d. Senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt a. M. 1888. II. Das Zwischenhirn; erster Teil: Das Zwischenhirn der Selachier und der Amphibien. Ebenda 1892.

1892. E. Kirby, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes. Beitr. z. pathol. Anat. Bd. XI.

1892. J. Klatt, Über einen Fall von Hemicephalus mit weiteren hochgradigen Mißbildungen des Gesichts und innerer Organe. Med. Dissert. Erlangen.

1892. Marinesco, Über Veränderungen der Nerven und des Rückenmarks nach Amputation, ein Beitrag zur Nerventrophik. Neurol. Zentralbl. Jahrg. XI. S. 463.

1892. R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere. Jena.

1893. S. Kaestner, Über die Entstehung der Extremitätenmuskulatur bei den anuren Amphibien. Verh. d. anat. Ges. 7. Vers. Göttingen. S. 193—199.

1893. — Die Entwicklung der Extremitäten und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. Archiv für Anatomie u. Entw.-Gesch. S. 257—292. 1 Taf.

1893. O. v. Leonowa, Zur pathologischen Entwicklung des Zentralnervensystems. Neurol. Zentralbl. Jahrg. XII. S. 218, 263.

1893. H. Munk, Über die Fühlsphären der Großhirnrinde. I. Mitt. Berichte d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. Math.-phys. Klasse. Bd. XXXVI. S. 679—723. 1892. II. Mitt. Ebenda. Bd. XXXIX. S. 759—781. 1893.

1893. Redlich, Zur Kenntnis der Rückenmarksveränderungen nach Amputationen. Zentralbl. f. Nervenheilk. u. Psychiatrie. Jahrg. XVI. N. F. Bd. IV.

1893. L. P. Tschernyschew, Die Topographie der weißen und grauen Substanz im Rückenmark. Dissert. Moskau. 3 Taf.

1894. D. Barfurth, Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile bei den Amphibien (Polydaktylie). Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. I. S. 91—116. 1 Taf.

1894. — Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I. S. 117—123. Taf. 6.

1894. O. v. Leonowa, Die Sinnesorgane und Ganglien bei Anencephalie und Amyelie. Verh. d. Ges. D. Naturf. 66. Vers. Wien. S. 176—178.

1895. Adolphi, Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. II. Pelobates fuscus und Rana esculenta. Morphol. Jahrb. Bd. XXII. S. 449—490. 1 Taf.

1895. G. Born, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. S. 349—465, 517—623. Taf. 16—26.

1895. H. Stroebe, Die allgemeine Histologie der degenerativen und regenerativen Prozesse im zentralen und peripheren Nervensystem nach den neuesten Forschungen. Zentralbl. f. allg. Pathol. und pathol. Anat. Bd. VI. S. 849—960.

1896. Ecker u. Wiedersheim, Anatomie des Frosches. Bearbeitet von Gaupp. Braunschweig.

1896. H. Held, Über experimentelle Reifung des Nervenmarks. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. S. 222—229.

1896. J. Loeb, Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. S. 502—505.

1896. L. Szymonowicz, Über den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. S. 329.

1896. G. Tornier, Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.

1897. A. Biedl, Verhalten der Nerven und ihrer Zentren nach Durchschneidung. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. X. S. 389—392.

1897. G. Tornier, Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Anz. Bd. XX. S. 356—361.

1898. R. Burckhardt, Beitrag zur Morphologie des Kleinhirns der Fische. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl.-Bd. zu Jahrg. 1897. S. 111—136. 1 Taf.

1898. J. Forssmann, Über die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nerven bei der Regeneration bestimmen. Beitr. z. path. Anat. Bd. XXIV.

1898. G. Kapsammer, Das Verhalten verletzter Knochen nach Ischiadicusdurchschneidung. Arch. f. klin. Chirurg. Bd. LVI. S. 652—666.

1898. Neubürger u. Edinger, Einseitiger, fast totaler Mangel des Cerebellum. Berliner klin. Wochenschr. Jahrg. XXXV. S. 69, 100.

1898. C. u. G. Petrén, Beitrag zur Kenntnis des Nervensystems und der Netzhaut bei Anencephalie und Amyelie. Virchows Arch. Bd. 151. N. F. Bd. I. S. 346—379, 438—471. 1 Taf.

1898. Schaper, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. VI. S. 151—197.

1898. G. Tornier, Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Entstehungsursachen. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 372—379.

1899. R. Cassirer, Über Veränderungen der Spinalganglienzellen und ihrer zentralen Fortsätze nach Durchschneidung der zugehörigen peripheren Nerven. D. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. XIV. S. 150—166.

1899. E. F. Byrnes, On the regeneration of limbs in frogs after the exstirpation of limb rudiments. Anat. Anz. Bd. XV.

1899. M. Lapinsky, Über Epilepsie beim Frosch. Pflügers Arch. Bd. LXXIV. S. 47—96.

1899. A. Lehmann, Ein Fall von Mikrencephalie und Mißbildungen des Urogenitalapparates und der unteren Extremitäten. Dissert. Greifswald. 2 Taf.

1899. Muscatello und Damascelli, Über den Einfluß der Nervendurchschneidung auf die Heilung von Knochenbrüchen. Arch. f. klin. Chirurg. Bd. LVIII.

1899. A. Rörig, Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VIII. S. 382—447.

1899. — Über die Wirkung der Kastration von Cervus (Cariacus) mexicanus auf die Schädelbildung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VIII. S. 633—641.

1900. J. Forssmann, Zur Kenntnis des Neurotropismus. Zieglers Beitr. Bd. XXVII. S. 407—430.

1900. C. Herbst, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. III. Weitere Versuche mit total exstirpierten Augen IV. Versuche mit teilweise abgeschnittenen Augen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. S. 215—292.

1901. D. Barfurth, Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verh. d. Anat. Ges. Bonn. Ergänzungsheft z. Anat. Anz. Bd. XIX. S. 197—201.

1901. C. Herbst, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

1901. G. Ilberg, Beschreibung des Zentralnervensystems eines sechstägigen syphilitischen Kindes mit unentwickeltem Großhirn bei ausgebildetem Schädel, mit Asymmetrie des Kleinhirns sowie andrer Hirnteile und mit Aplasie der Nebennieren. Arch. f. Psychiatrie. Bd. XXXIV. S. 140—170. Taf. 5.

1901. A. Rörig, Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. IV. Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. S. 225—309. Taf. 7—10.

1901. H. Spemann, Über Korrelationen in der Entwicklung des Froschauges. Verh. d. Anat. Ges. Bonn.

1901. G. Tornier, Überzählige Bildungen und die Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik. Verh. d. 5. Intern. Zool.-Kongr. Berlin.

1901. — Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugung überzähliger und Zwillingsbildungen. Zool. Anz. Bd. 24.

1901. O. Veraguth, Über nieder differenzierte Mißbildungen des Zentralnervensystems. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. S. 53.

1902. C. Herbst, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit der Qualität des Regenerates von den nervösen Zentralorganen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. S. 436—447. Taf. 19.

1902. E. NEUMANN, Einige Bemerkungen über die Beziehungen der Nerven und Muskeln zu den Zentralorganen beim Embryo. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. S. 448—472.

1902. L. ROSENBERG, Rückenmarksveränderungen in einem Falle alter Unterarmamputation. Neurol. Zentralbl. Jahrg. XXI. S. 742—746.

1902. G. WOLFF, Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchows Archiv. Bd. 169.

1903. G. ANTON, Über einen Fall von beiderseitigem Kleinhirnmangel mit kompensatorischer Vergrößerung andrer Systeme. Wiener klin. Wochenschrift. Jahrg. XVI. S. 1349—1354.

1903. A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig.

1903. R. G. HARRISON, On the Differentiation of muscular tissue when removed from the influence of the nervous system. Amer. Journ. of Anat. Bd. II.

1903. M. LEWANDOWSKY, Über die Verrichtungen des Kleinhirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abt. S. 129.

1903. E. MENCL, Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. S. 328—339. 1 Tafel.

1903. R. RUBIN, Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. S. 21—76.

1904. H. BRAUS, Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinator-Larven. Verh. d. Anat. Ges. 18. Vers. Ergänz.-Heft z. Anat. Anz. Bd. XXV.

1904. C. M. CHILD, Studies on regulation. IV. Some experimental modifications of form regulation in Leptoplana. V. u. VI. The relation between the central nervous system and regulation in Leptoplana. Journ. of exper. Zool. Bd. I. p. 95—133, 463—512, 513—559.

1904. E. GODLEWSKY, Der Einfluß des Zentralnervensystems auf die Regeneration bei Tritonen. Compt. rend. VI. Congr. intern. zool. Berne. S. 235—238.

1904. K. GOLDSTEIN, Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einflusse des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung und Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVIII. S. 57—111.

1904. — Die Abhängigkeit der Muskulatur vom Zentralnervensystem während der Embryonalzeit. Erwiderung an Neumann. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVIII. S. 584—593.

1904. R. G. HARRISON, An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog. Amer. Journ. of Anat. Bd. III. p. 197—220.

1904. — Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII. S. 35—149. Taf. 3—5.

1904. G. KÖSTER, Zur Physiologie der Spinalganglien und der trophischen Nerven sowie zur Pathogenese der Tabes dorsalis. Leipzig.

1904. E. NEUMANN, Einige weitere Bemerkungen über die Bedeutung gewisser Missbildungen für die Entwicklungsmechanik. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVIII. S. 296—304.

1905. E. Babák, Über die Beziehung des centralen Nervensystems zu den Gestaltungsvorgängen der Metamorphose des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CIX. S. 78—82.

1905. A. Bauer, Recherches sur quelques-unes des conditions qui règlent la régénération des membres amputés chez le têtard de grenouille. Journ. de l'anat. et physiol. Paris. p. 288—299.

1905. A. Bethe, Die Autoregeneration peripherer Nerven. Centralbl. f. Physiol. Bd. XVIII. S. 834.

1905. Bikeles und Franke, Die Lokalisation im Rückenmark für motorische Nerven der vorderen und hinteren Extremität, vorzüglich beim Affen (Cercopithecus) im Vergleich mit Befunden am Hund und teilweise auch an der Katze. D. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. XXIX. S. 171—179. Taf. 1.

1905. Blumenau und Nielsen, Über die motorischen Zellgruppen der Halsanschwellung beim Menschen. Neurol. Centralbl. Jahrg. XXIV.

1905. H. Braus, Autogene Nervenentstehung in transplantierten Gliedmaßenanlagen. Centralbl. f. Physiol. Bd. XVIII. S. 817.

1905. — Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. Bd. XXVI.

1905. E. Godlewsky, Versuche über den Einfluß des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche. Bull. internat. acad. Sc. Cracovie. Math.-naturw. Klasse Nr. 10. S. 492—505.

1905. M. Nussbaum, Einfluß des Hodensecretes auf die Entwicklung der Brunstorgane des Landfrosches. Sitzber. d. Niederrhein. Ges. Bonn für 1905 B. S. 44—46. Vorläufige Mitteilung.

1905. Parhorn und Goldstein, Untersuchungen über die motorische Lokalisation der unteren Extremität im Rückenmark des Menschen. Neurol. Centralbl. Bd. XXIV. S. 498—509.

1905. H. Spemann, Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zool. Anz. Bd. XXVIII. S. 419—432.

1905. P. Wintrebert, Sur l'indépendence de la métamorphose vis-à-vis du système nerveux chez les batraciens. Compt. rend. Acad. Sc. Bd. CXLI. p. 1262—1264.

1906. D. Barfurth, Die Erscheinungen der Regeneration. O. Hertwigs Handb. d. Entw.-Lehre. Bd. III. 3. Teil. S. 1—121.

1906. O. Bender, Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch. Morphol. Jahrb. Bd. XXXV. S. 395—412. Taf. 10. Bd. XXXVI. S. 90—91.

1906. H. Braus, Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletes. O. Hertwigs Handb. d. Entw.-Lehre. Bd. III. 2. Teil. S. 167—338.

1906. — Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig? Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen. Morphol. Jahrb. Bd. XXXV. S. 240—321. 3 Taf.

1906. J. F. Gemill, Supernumerary limb in a frog. Journ. of Anat. and Phys. London. Bd. XL. S. 387—395.

1906. R. G. Harrison, Further experiments on the development of peripheral nerves. Amer. Journ. of Anat. Bd. V. S. 121—131.

1906. H. Munk, Über die Funktionen des Kleinhirns. Ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Klasse. Bd. XXII. 1906. II. Teil 1907. III. Teil 1908.

1906. L. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. O. Hertwigs Handb. d. Entw.-Lehre. Bd. II. Abt. III.

1906. M. Nussbaum, Innere Secretion und Nerveneinfluß. Anat. Anzeiger. Bd. XXIX. S. 431—432.

1906. M. Reichhardt, Über das Gewicht des menschlichen Kleinhirns im gesunden und kranken Zustande. Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie. Bd. LXIII. S. 183—239.

1906. E. Schwalbe, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Jena. Erscheint seit 1906.

1906. H. Spemann, Über embryonale Transplantation. D. med. Wochenschr. Jahrg. XXXII. S. 1667.

1906. E. Steinitz, Über den Einfluß der Elimination der embryonalen Augenblasen auf die Entwicklung des Gesamtorganismus beim Frosch. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XX. S. 537—578. Taf. 20—21.

1906. G. Stiefler, Zur Klinik der neuralen Form der progressiven Muskelatrophie. Zeitschr. f. Heilk. Abt. Interne Med. Bd. XXVII. S. 219—230. 1 Taf.

1906. G. Tornier, An Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XX. S. 76—124.

1906. P. Wintrebert, Sur l'accomplissement régulier des fonctions de nutrition, des processus d'ontogénèse, de régénération et de métamorphose chez les larves d'Alytes, en l'absence d'une grande étendue de la moëlle. Compt. rend. de la Soc. de biol. Paris. Bd. LX. S. 70—72.

1906. — La métamorphose de Salamandra maculosa Laur. en dehors de la moëlle et des ganglions spinaux. Etude histologique. Compt. rend. de la Soc. de la biol. Paris. Bd. LX. p. 73—74.

1906. — Sur la régénération des membres postérieurs chez l'Axolotl adulte après ablation de la moëlle lumbo-sacrée. Compt. rend. de la Soc. de biol. p. 725—726.

1907. W. L. Le Cron, Experiments on the origin and differentiation of the lens in Amblystoma. Amer. Journ. of Anat. Bd. VI. p. 245—257. 5 Taf.

1907. W. H. Lewis, Experimental evidence in support of the theory of outgrowth of the axis cylinder. Amer. Journ. of Anat. Bd. VI. p. 461—471.

1907. A. Schmidt, Beitrag zum Studium des Verhältnisses von Rückenmarksbau und Extremitätenentwicklung. Journ. f. Psychiatrie u. Neurol. Berlin. Bd. IX. S. 1—14. Taf. 1—2.

1907. N. D. Tschernoff, Zur Embryonalentwicklung der hinteren Extremitäten des Frosches. Anat. Anz. Bd. XXX. S. 593—612.

1908. H. Braus, Entwicklungsgeschichtliche Analyse der Hyperdaktylie. Münch. med. Wochenschr. S. 386—390.

1908. J. Meisenheimer, Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. XXXIII. S. 688—695.

1908. E. Reichenow, Beispiele von Abweichungen in der Zahl der Hintergliedmaßen bei Rana esculenta. Zool. Anz. Bd. XXXII. S. 677—682.

1909. H. Braus, Gliedmaßenpfropfung und Grundfragen der Skeletbildung. I. Skeletanlage vor Auftreten des Vorknorpels und ihre Beziehung zu den späteren Differenzierungen. Morphol. Jahrb. Bd. XXXIX. S. 155—301. Taf. 14—16.

1909. A. J. Goldfarb, The influence of the nervous system in regeneration. Journ. of exper. Zool. Philadelphia. Bd. VII. p. 643—722.

1909. W. Harms, Über Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei Rana fusca. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXVIII. S. 25—47. Taf. 3—4.

1909. J. Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtszellendifferenzierung. I. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena.

1909. M. Nussbaum, Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (Rana fusca). Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXVI. S. 519—577. Taf. 17—18.

1910. B. Dürken, Über das Verhalten des Nervensystems nach Exstirpation der Extremitätenanlagen beim Frosch. Vorläufige Mitteilung. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Klasse.

1910. E. Lissitzky, Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene überzählige Extremitäten bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75. S. 587—633. Taf. 22—24.

1910. N. Tschirwinsky, Die Entwicklung des Skelets bei Schafen unter normalen Bedingungen, bei unzulänglicher Ernährung und nach Kastration der Schafböcke in frühem Alter. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII. S. 522—561.

1910. G. Wolff, Regeneration und Nervensystem. Festschr. z. 60. Geburtstage R. Hertwigs. III. Bd. Experim. Arbeiten. Jena. S. 67—80.

1911. C. Fritsch, Ergebnisse experimenteller Studien über die Regenerationsvorgänge am Gliedmaßenskelet der Amphibien. Zool. Anz. Bd. XXXVII. S. 378—384.

1911. J. Meisenheimer, Über Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 53—60.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X—XVI.

Um den Vergleich der Bilder zu erleichtern, wurden alle für einen solchen in Frage kommenden Aufnahmen bei der gleichen Vergrößerung hergestellt. Daher sind alle Schnitte mit Ausnahme der Figuren 1, 5, 8, 23, 33 und 38 in 42facher Vergrößerung abgebildet; bei den genannten Ausnahmen war aus besonderen Gründen ein anderer Maßstab geboten. Ebenso sind die Abbildungen der Extremitäten mit Ausnahme der Figuren 4 und 12 bei gleicher Vergrößerung hergestellt. Alle Bilder stammen von Rana fusca, und zwar von Tieren gegen Ende oder kurz nach Vollendung der Metamorphose.

Fig. 1. Querschnitt durch die Gegend der jungen Hinterbeinknospen einer Larve von 17 mm Länge. Vergr. 25. *b*. Hinterbeinknospe; *bl*, Blutgefäß; *ch*,

Chorda dorsalis; *d*, Enddarm; *m*, Stammuskel; *n*, Nervengewebe; *r*, Rückenmark; *ra*, Musculus rectus abdominis.

Fig. 2. Querschnitt durch das Mittelhirn einer jungen Froschlarve auf dem Operationsstadium der Serie O. Vergr. 42. *c*, Anhäufung von Ganglienzellen, die in der Differenzierung schon ein Stück vorgeschritten sind; *lo*, Lobus opticus, noch gänzlich undifferenziert; *pc*, Pedunculus cerebri.

Fig. 3. Querschnitt durch das Vorderhirn einer jungen Froschlarve auf dem Operationsstadium der Serie O. Vergr. 42. *b*, bindegewebige Schädelkapsel; *h*, linke Hemisphäre; *pr*, Prächordale; *v*, Vorderhirnventrikel.

Fig. 4. Beinknospe einer jungen Froschlarve auf dem Operationsstadium der Serie I. Länge der Larve mit Ruderschwanz 16 mm, bis zum After 5 mm. Vergr. 11. *a*, After; *bk*, linke Hinterbeinknospe; *s*, Ruderschwanz.

Fig. 5. Dorsoventraler Querschnitt durch die junge Hinterbeinanlage auf dem Operationsstadium der Serie II. Vergr. 155. *d*, Darmwand; *ep*, Epidermis der Beinanlage; *gf*, gf^1, Grenzfalten der Beinanlagen; *l*, caudaler Zipfel der Leibeshöhle; *mes*, Mesenchym der Beinanlage.

Fig. 6. Querschnitt durch die Kleinhirnanlage des Ausgangsmaterials der Reihe D^{II}. Vergr. 42. *kh*, paarige Kleinhirnanlage; *par*, Parachordale; *m*, ependymale Membran.

Fig. 7. Querschnitt durch das Lendenmark des Ausgangsmaterials der Reihe B^{II}. Vergr. 42. *ch*, Chorda dorsalis; *d*, Darm; *ep*, Epidermis; *l*, Leibeshöhle; *m*, Muskeln des Stammes; *r*, Rückenmark.

Fig. 8. Dorsoventraler Querschnitt durch die junge Vorderbeinanlage auf dem Operationsstadium der Serie II. Vergr. 155. *b*, Bauchwand; *d*, Darmwand (eben angeschnitten); *ep*, Epidermis der Beinanlage; *kh*, Kiemenhöhle; *mes*, Mesenchym der Beinanlage; *op*, Operculum.

Fig. 9. Frosch mit experimentell erzeugtem (primärem) Fehlen des linken Hinterbeines (Reihe B) nach ganz beendeter Metamorphose. Natürliche Größe. *h*, der durch den Querfortsatz des 9. Wirbels und den Beckenansatz bedingte Höcker, der links fehlt.

Fig. 10. Verdoppelung des linken Hinterfußes (E_3^0 Nr. 3 vom 13. 8. 1909). Ansicht von unten. Vergr. 5,2.

Fig. 11. Verdoppelung des linken Hinterbeines (E_3^0 Nr. 2 vom 13. 8. 1909). Ansicht von der Medianebene des Tieres. Vergr. 5,2.

Fig. 12. Ventralansicht eines jungen Frosches gegen Ende der Metamorphose (B_8^{II} vom 14. 6. 1910). Vergr. 4. Linkes Hinterbein fehlt infolge embryonaler Exstirpation, rechtes durch Entwicklungshemmung; aus gleichem Grunde Vorderbeine verkümmert. *a*, After; *o*, Öffnung im Opercularrest zum Durchlassen des linken Vorderbeins; *rvb*, rechtes Vorderbein; *s*, Rest des Ruderschwanzes.

Fig. 13. Normaler rechter Hinterfuß gegen Ende der Metamorphose zum Vergleich mit den Mißbildungen gleichen Alters; Ansicht von der unteren Fläche. Vergr. 5,2. Die erste Zehe ist nur als kleiner Höcker sichtbar.

Fig. 14. Normaler rechter Vorderfuß gegen Ende der Metamorphose von unten gesehen, zum Vergleich. Vergr. 5,2.

Fig. 15. Verkrüppelung des rechten Hinterbeines nach embryonaler Exstirpation des linken (B_6^{II} vom 12. 6. 1910). Vergr. 5,2.

Fig. 16. Verkrüppelung des rechten (*r*) Hinterbeines und mangelhafte Re-

generation des in der Anlage exstirpierten linken (l). *a*, After, Vergr. 5,2 (B^{I}_{5} vom 14. 6. 1910).

Fig. 17. Starke Entwicklungshemmung des rechten Hinterbeines nach embryonaler Exstirpation des linken, das völlig fehlt (B^{I}_{3} vom 10. 6. 1910). Vergr. 5,2.

Fig. 18. Verkümmerung des rechten Vorderbeines nach embryonaler Exstirpation des linken Hinterbeines (B^{II}_{4} vom 11. 6. 1910). Vergr. 5,2.

Fig. 19. Entwicklungshemmung des rechten Vorderbeines nach embryonaler Exstirpation des linken (D^{II}_{1} vom 12. 6. 1910). Vergr. 5,2.

Fig. 20. Starke Mißbildung beider Hinterbeine nach embryonaler Exstirpation des linken Vorderbeines; dasselbe Tier wie in Fig. 19. Vergr. 5,2.

Fig. 21. Querschnitt durch die Gegend des Lumbosacralplexus von einem Frosch (B^{0}_{10} Nr. 2 vom 30. 6. 1909), dessen linkes Hinterbein fehlt. Vergr. 42. *ch*, Chorda dorsalis; *d*, Darm; *l*, Wand der Leibeshöhle; *m*, dorsale Längsmuskulatur; VIII, IX, X achter bis zehnter Spinalnerv.

Fig. 22. Querschnitt durch das Lendenmark bei Fehlen des linken Hinterbeines (C^{0}_{5} Nr. 1 vom 25. 7. 1909). Vergr. 42. *ch*, Chorda dorsalis; *mz*, motorische Zellen des rechten Vorderhorns; *rm*, Rückenmark; *spg VIII*, achtes Spinalganglion der rechten, *spg VIII*^{1}, dasselbe der linken Seite; *w*, ventrale Wurzel.

Fig. 23. Querschnitt durch das Lendenmark bei Fehlen des linken Hinterbeines (B^{0}_{12} Nr. 1 vom 20. 7. 1909). Färbung der Markscheiden nach WEIGERT. Vergr. 65. *d*, Dorsalstränge der rechten Seite; *com*, vordere Commissur; *mz*, motorische Zellen des rechten Vorderhorns; *w*, Vorderwurzel.

Figg. 24 u. 25. Anormale Verbindung des linken Lumbosacralplexus mit dem rechten bei Fehlen des linken Hinterbeines. Vergr. 42. *d*, Enddarm; *n*, der die beiden Plexus verbindende Nerv; *ncr*, Nervus cruralis des rechten Beines; *ni*, Nervus ischiadicus.

Fig. 26. Querschnitt durch das Mittelhirn bei Fehlen des linken Hinterbeines; Fall I der Reihe B^{0}. Vergr. 42. *inf*, Infundibularteil; *v*, *v*^{1}, Ventrikel.

Fig. 27. Querschnitt durch den hinteren Teil des Vorderhirns bei Fehlen des linken Hinterbeines; Fall III der Reihe B^{0}. Vergr. 42. *ak*, Adergeflechtsknoten; *fs*, Fissura sagittalis; *rpo*, Recessus präopticus; *v*, Ventrikel.

Figg. 28 u. 29. Querschnitte durch den vordersten Teil des Mittelhirns bei Fehlen des linken Hinterbeines. Vergr. 42. Fig. 28 Fall II der Reihe B^{0}; *inf*, Infundibulum; die links ausgefallenen Teile sind rechts durch Umrißlinien gekennzeichnet. Fig. 29 Fall II der Reihe B^{0}; *lo*, vorderster Teil des Lobus opticus der rechten, *lo*^{1} der linken Seite; *v*, Ventrikel.

Fig. 30. Querschnitt durch den hinteren Teil des Mittelhirns bei Fehlen des linken Hinterbeines. Fall IV der Reihe B^{0}. Vergr. 42. *cs*, Corpus quadrigeminum posterius sinistrum; *lo*, linker Lobus opticus mit Entwicklungshemmung; *ttm*, Taenia tecti medialis des Chondrocraniums; *v*, Ventrikel.

Figg. 31 u. 32. Querschnitte durch das Vorderhirn bei Fehlen des linken Hinterbeines. Dasselbe Objekt wie in Fig. 30. Fall IV der Reihe B^{0}. Vergr. 42. Fig. 31 mittlerer, Fig. 32 vorderer Teil des Vorderhirns.

Fig. 33. Querschnitt durch einen Frosch der Reihe D^{0} (Fehlen des linken Vorderbeines; D^{0}_{4} Nr. 2 vom 12. 8. 1909). Vergr. 15. *c*, Coracoid der rechten Seite; *ch*, Chorda dorsalis mit den oberen Bögen; *d*, Darm; *l*, Lungen; *mdsc*, M. dorsalis scapulae; *nIII*, dritter Spinalnerv der rechten Seite; *prtr*, Processus transversus der rechten, *prtr*^{1}, der linken Seite; *sc*, Scapula u. Suprascapula der rechten, *sc*^{1}

der linken Seite; *rm*, Rückenmark; *spgIII*, drittes Spinalganglion der linken Seite.

Fig. 34. Querschnitt durch das Mittelhirn bei Fehlen des linken Vorderbeines. Fall I der Reihe D^0. Vergr. 42. Bei × Entwicklungshemmung.

Figg. 35 u. 36. Dasselbe Objekt wie in Fig. 34. Querschnitt auf der Grenze von Vorder- und Zwischenhirn (Fig. 35) und durch das Vorderhirn (Fig. 36). Vergr. 42. *ak*, Adergeflechtsknoten; *no*, Nervus opticus; *rpro*, Recessus präopticus; *v*, Ventrikel des Zwischenhirns; v^1, Ventrikel der Vorderhirnhemisphäre; die rechte Hemisphäre zeigt Entwicklungshemmung.

Fig. 37. Querschnitt durch das Vorderhirn in Fall II der Reihe D^0; Fehlen des linken Vorderbeines. Vergr. 42. *rpro*, Recessus präopticus; *v*, Ventrikel der Hemisphären, die rechte zeigt Entwicklungshemmung, die linke ebenso bei ×.

Fig. 38. Querschnitt durch die Ganglia habenulae (*gh*) eines normalen jungen Frosches. Vergr. 86. *ep*, Epiphyse; *plchor*, Plexus chorioideus im Zwischenhirnventrikel.

Fig. 39. Querschnitt durch normales Mittelhirn, hinterer Teil, zum Vergleich mit Fig. 40. Vergr. 42

Fig. 40. Querschnitt durch das anormale Mittelhirn im Fall I der Reihe B^{II}; Fehlen des linken Hinterbeines und Mißbildung der drei andern Beine. Vergr. 42.

Fig. 41. Querschnitt durch den mittleren Teil eines normalen Mittelhirns zum Vergleich mit Fig. 42. Vergr. 42.

Fig. 42. Querschnitt durch den mittleren Teil des anormalen Mittelhirns im Fall I der Reihe B^{II}; dasselbe Objekt wie in Fig. 40. Vergr. 42.

Fig. 43. Querschnitt durch das vordere Drittel des Mittelhirns im Fall I der Reihe B^{II}; dasselbe Objekt wie in Fig. 40 und 42. Vergr. 42.

Fig. 44. Dem Schnitt der Fig. 43 entsprechender Querschnitt durch ein normales Mittelhirn zum Vergleich. Vergr. 42.

Fig. 45. Querschnitt durch den hintersten Teil des unsymmetrischen Zwischenhirns im Fall I der Reihe B^{II}; dasselbe Objekt wie in Fig. 40, 42 und 43. Vergr. 42. *z*, z^1, rechts und links ungleich ausgebildete Zellgruppe.

Fig. 46. Querschnitt durch den hinteren Teil des anormalen Mittelhirns im Fall III der Reihe B^{II}; Fehlen des linken Hinterbeines, Mißbildung des rechten. Vergr. 42.

Fig. 47. Querschnitt durch normale Vorderhirnhemisphären zum Vergleich mit Fig. 48. Vergr. 42. *pp*, Pars pallialis; *si*, Sulcus intermedius.

Fig. 48. Querschnitt durch die anormalen Hemisphären im Fall III der Reihe B^{II}. Vergr. 42. *pp*, Pars pallialis; *si*, Sulcus intermedius.

Fig. 49. Sagittalschnitt durch den seitlichen Teil eines normalen Mittelhirns zum Vergleich mit Fig. 50. Vergr. 42. *kh*, Kleinhirn; *mh*, Mittelhirndach.

Fig. 50. Der dem Schnitt der Fig. 49 entsprechende Sagittalschnitt durch das anormale Mittelhirn im Fall IV der Reihe B^{II}. Vergr. 42. *kh*, Kleinhirn; *mh*, Mittelhirndach.

Fig. 51. Querschnitt durch den hinteren Teil des anormalen Mittelhirns im Fall I der Reihe D^I. Vergr. 42.

Fig. 52. Querschnitt durch den mittleren Teil des anormalen Mittelhirns im Fall II der Riehe D^I. Vergr. 42.



Über das Respirationssystem von Dytiscus marginalis L.

Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.

Von

Willy Alt.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 34 Figuren im Text.

Inhalt.

A. Die Stigmen.

I. Einleitung.

Berlese (1909) gibt in seinem neuerdings erschienenen Werk über die Insekten ein fast vollständiges Verzeichnis über die gesamte Stigmenliteratur. Da Berlese zudem die Resultate der einzelnen Abhandlungen in seinem Text verarbeitet hat, erscheint es hier unnötig,

darauf weiter einzugehen, und es sollen daher nur solche Arbeiten erwähnt werden, welche direkte Beziehung zu dem hier behandelten Thema haben. Die erste zusammenfassende Arbeit über die Stigmen lieferten H. LANDOIS und W. THELEN: »Der Tracheenverschluß bei den Insekten« (1867). Eine weitere, mehr umfassende Arbeit über dies Gebiet ist die von O. KRANCHER: »Der Bau der Stigmen bei den Insekten.« (1881). Wenn auch beide genannte Arbeiten im Laufe der Zeit bedeutende Berichtigungen und viele Angriffe erfahren haben, so gebührt ihnen doch das nicht zu unterschätzende Verdienst zum ersten Male Klarheit und Ordnung in das bisher nur wenig beachtete Gebiet gebracht zu haben. KRANCHER bringt eine gute Zusammenstellung der älteren Literatur. Man vermißt in seinem Verzeichnis die beiden Monographien von LYONET (1762) und STRAUS-DÜRCKHEIM (1828), ein Mangel, der schon von SÖRENSEN (1887) gerügt wird. Gerade die beiden vorgenannten Autoren LYONET und STRAUS-DÜRCKHEIM sind es, die wohl unter den ersten Genaueres über den Verschlußapparat der Stigmen bringen.

Für die vorliegende Untersuchung kommen streng genommen nur ganz wenige Arbeiten aus der Fülle des über unsern Gegenstand Veröffentlichten in Betracht. Vor allem ist es die schon erwähnte Arbeit von KRANCHER, die in einem kleinen Abschnitt die Stigmen des *Dytiscus* behandelt. (Auch die Stigmen der Larve werden bei KRANCHER kurz beschrieben und abgebildet.) Gerade gegen die Darstellung der Stigmen der Imago hat sich SÖRENSEN (1895) scharf gewandt. Leider ist mir diese Arbeit SÖRENSENS, trotz aller Bemühungen, sie zu erhalten, nur im Referat zugänglich gewesen. Soviel ich daraus ersehen konnte, scheint SÖRENSEN hauptsächlich die Lage der Stigmen zu behandeln. KRANCHER macht über die Lage der Stigmen von *Dytiscus* gar keine oder doch nur recht ungenaue Angaben. Auch über die Zahl der Stigmen ist aus seinen Andeutungen nichts bestimmtes zu ersehen. Eine eingehendere, wenn auch ungenaue Beschreibung erfahren nur die Stigmen des Abdomens. Ich werde bei deren Besprechung wiederholt auf KRANCHERS Ausführungen zurückzukommen haben.

II. Methode.

Die Präparation der Stigmen ist verhältnismäßig einfach zu nennen. Am klarsten werden immer die Präparate, die mit verdünnter Kalilauge behandelt sind; allerdings zeigen sie ja nur die Zusammenhänge des Chitinapparates. Größere Schwierigkeiten macht die Präparation des Verschlußmuskels. Bei den abdominalen Stigmen verfuhr ich meist

so, daß ich den mit Stigmen besetzten Streifen der Dorsaldecke aus dem frisch getöteten Käfer herausschnitt und konservierte. Die feinere Präparation selbst wurde dann unter Alkohol mit Hilfe der ZEISSschen binocularen Lupe vorgenommen. Es läßt sich nach einiger Übung leicht erreichen mit Nadel und einer feinen Pincette das umgebende Fettgewebe und die Hypodermis soweit zu entfernen bis der Verschlußmuskel frei liegt. Die Trachee ist möglichst weit am Grunde abzuschneiden, da sie sonst durch Überdeckung dem Präparat viel von der Klarheit nimmt. Die Entfernung der Hypodermis ist deshalb sehr zu empfehlen, weil sie sehr stark färbt und dadurch den Muskel, der schwerer färbbar ist, nur wenig deutlich hervortreten läßt. Als Farbstoff kam bei diesen Totalpräparaten überall Alaunkarmin in Anwendung. Bei dem ersten Thoracalstigma ist zur deutlichen Sichtbarmachung des Verschlußmuskels das Entfernen der äußeren Wand (*w*) auf der betreffenden Seite unbedingt erforderlich. Das zweite thoracale Stigma endlich ist lediglich von dem umgebenden Fettgewebe und den Tracheen zu befreien. Wegen der verhältnismäßig großen Durchsichtigkeit des verdeckenden Chitins ist hier eine besondere Präparation des Verschlußmuskels überflüssig.

Zum Zerlegen in Schnitte benutzte ich teils in HENNINGschen Lösung erweichtes Material, teils — und das ist entschieden vorzuziehen — Material von ganz frisch ausgeschlüpften, noch weichen Käfern. Die Dicke der Schnitte war durchweg 7 μ. Eingebettet wurde in Paraffin, gefärbt mit Hämatoxylin oder nach der VAN GIESONschen Methode. Außerdem standen mir noch Querschnitte durch das ganze Abdomen zur Verfügung, die mir Herr H. RUNGIUS bereitwilligst überließ. Auf diesen Schnitten waren die Stigmen in den verschiedensten Richtungen getroffen, in der Hauptsache natürlich parallel ihrer längsten Achse. Fig. 10 ist nach einem solchen Schnitt gezeichnet.

III. Zahl und Lage der Stigmen.

Zehn Paare von Stigmen verteilen sich auf dem Körper von *Dytiscus marginalis*. Davon liegen zwei Paare am Thorax und acht Paare am Abdomen (Fig. 1 u. 2). Auch SCHIÖDTE (1841) gibt zehn Paare Stigmen für *Dytiscus* an.

Die Zahl 10 ist für die Insekten allgemein die höchste Anzahl von Stigmen, die vorkommt. Ein Ausnahmefall wird von GRASSI (1889) beschrieben bei *Japyx*, welcher elf Stigmenpaare aufweisen soll. Es liegt in diesem Fall an jedem Abschnitt des Thorax ein Paar, am Metathorax außerdem noch ein Paar dicht neben dem ersten.

Die Zahl 10 wird in dem Lehrbuch von Sharp (1901) als Seltenheit hingestellt. Dem scheinen neuere Angaben von Verhoeff (1903) und de Bormans (1900) zu widersprechen, denn beide nehmen allgemein für die Insekten zehn Paare Stigmen an. Heiß umstritten ist die segmentale Zugehörigkeit der thoracalen Stigmen. Verhoeff und de Bormans haben sich 1904 auf drei thoracale Stigmenpaare geeinigt. Wir hätten also in diesem Fall an jedem Abschnitt des Thorax ein Stigmenpaar zu verzeichnen.

Bei *Dytiscus* kann ich mich dieser Ansicht nicht anschließen. Ich möchte das erste thoracale Stigmenpaar zum Prothorax rechnen. Es liegt, wie Fig. 1 zeigt, in der häutigen Gelenkfalte, die Pro- und Meso-

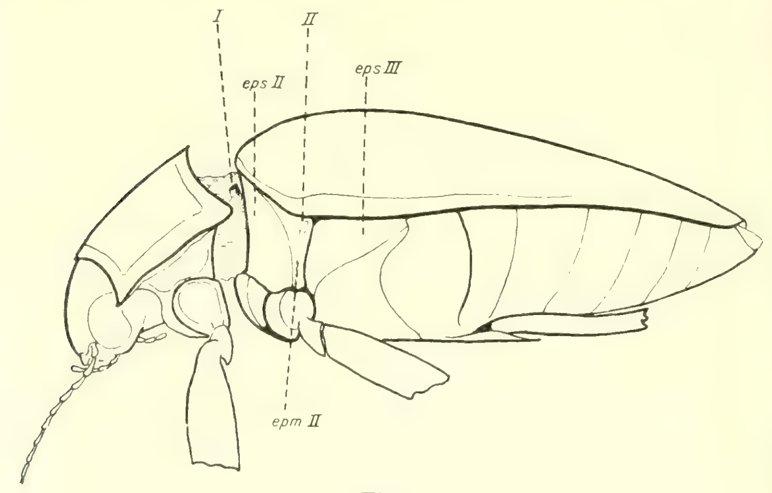


Fig. 1.

Käfer von der Seite gesehen; Prothorax und Mesothorax sind auseinander gezogen, damit in ihrer Verbindungshaut das erste (prothoracale) Stigma (*I*) sichtbar wird. Das zweite (mesothoracale) Stigma (*II*) wird von dem Epimeron des Mesothorax (*epmII*) überdeckt.

thorax miteinander verbindet, letzterem genähert und in eine Grube der vorderen Mesothoracalleiste eingepaßt. Über die Zugehörigkeit des zweiten thoracalen Stigmas zu einem Abschnitt des Thorax möchte ich mich nicht bestimmt äußern. Eine intersegmentale Lage anzunehmen, wie es Kolbe (1892) allgemein für die Insekten tut, scheint mir ein wenig glücklicher Ausweg zu sein. Wenn ich dazu neige es zum Mesothorax zu zählen, so ist das, wie ich zugeben muß, im ganzen mehr Ansichtssache. Klarheit und Gewißheit können hier nur genaue morphologische und — trotz der gegenteiligen Ansicht Verhoeffs — entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bringen. Nach Sörensen

(1895) gehört das erste Stigma von *Dytiscus* zweifellos dem Prothorax an; bei dem zweiten läßt er es dahingestellt, ob es dem Meso- oder Metathorax zuzuzählen sei.

Das nächstfolgende Stigma gehört zweifellos dem Abdomen an. Es liegt hart an der Grenze von Abdomen und Metathorax und ist mit der hinteren Metathoracalleiste (*Tritophragma*) fest verwachsen und nur schwer davon zu trennen. Auch die Innervation des Verschlußmuskels spricht für die abdominale Lage des Stigmas: sie erfolgt vom ersten abdominalen Ganglion aus (Holste, 1910).

Den Ursprung der Nerven zu den Verschlußmuskeln der beiden thoracalen Stigmen hat Holste ebensowenig wie ich finden können. Es fällt somit dies Kriterium für die Zugehörigkeit der thoracalen Stigmen weg.

Die von jedem Stigma ausgehenden Tracheen könnten noch bei der Beurteilung der segmentalen Zugehörigkeit in Betracht gezogen werden. Ich habe dies schon in einer kleinen Notiz in den Verhandlungen der deutschen zool. Gesellschaft 1909 betont. Wenn ich auch jetzt diesem Moment weniger Bedeutung beizulegen geneigt bin, möchte ich doch nicht versäumen es zu streifen. Die Tracheen, die vom ersten thoracalen Stigma ausgehen, gehören mit geringen Ausnahmen dem Prothorax und dem Kopf an. Wollen wir darnach urteilen, so wäre dem ersten Stigma eine prothoracale Lage zuzuschreiben. Das zweite thoracale Stigma liefert außer einem großen Luftsack, der sich bis weit in den Metathorax hinein erstreckt, vor allem die Tracheen der Elytren und des zweiten Beinpaares; es scheint mir das meine Ansicht für die mesothoracale Lage des zweiten Stigmas einigermaßen stützen zu können. Der größte Teil der vom dritten Stigma ausgehenden Tracheen geht zum Metathorax. Wenn ich es trotzdem dem Abdomen zuzähle, so habe ich als einen Hauptgrund die Innervation des Verschlußmuskels schon angeführt. Dann aber liegt es zweifellos noch im Abdomen, wie Fig. 2 deutlich zeigt. Die Larve zeigt an jedem Segment des Abdomens deutlich ein Stigma; also im ganzen acht Paare. Es scheint somit bei der Imago das erste abdominale Stigma eine Verlagerung erfahren zu haben nach dem Metathorax hin.

Alle andern sieben Paare abdominaler Stigmen liegen dorsal in der wenig chitinreichen Verbindungshaut von je einem Tergit und Sternit in der Mitte der Segmentgrenzen (Fig. 2). Eine Ausnahme machen die beiden letzten Stigmenpaare. Infolge des Schwindens der Verbindungshaut scheinen sie in einer stark chitinisierten Umgebung gelegen. Auch liegen sie nicht mehr in der Mitte des Segments, sondern

sind nach vorn verschoben, so daß beim Einziehen der letzten Körperringe sie je von dem vorhergehenden Segment überdeckt werden. Und umgekehrt: streckt der Käfer die letzten Segmente aus, wie das nament-

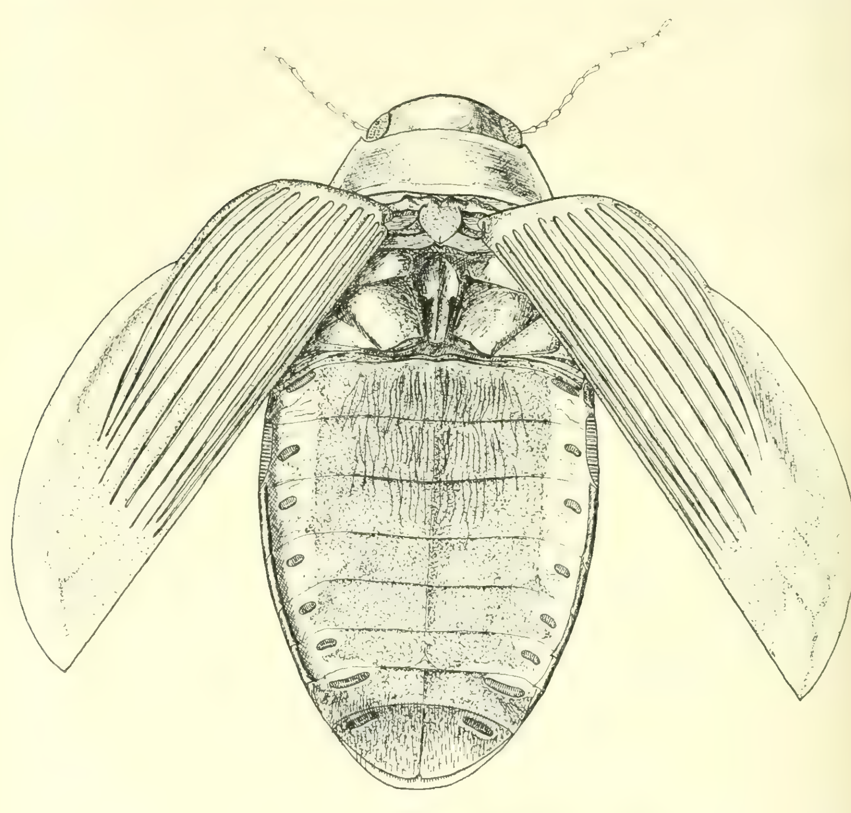


Fig. 2.
Käfer von oben gesehen. Die Elytren sind hochgehoben, die echten Flügel entfernt. Man sieht im Abdomen seitlich die acht abdominalen Stigmenpaare gelegen.

lich beim Atmen geschieht, so sind sie sehr gut zu beobachten und fallen durch ihre Größe ohne weiteres auf.

IV. Der Bau der Stigmen und ihres Verschlußmechanismus.

Bei *Dytiscus marginalis* unterscheide ich drei Typen von Stigmen:

1. die acht Paare abdominaler Stigmen,
2. das erste thoracale Stigmenpaar,
3. das zweite thoracale Stigmenpaar.

1. Die abdominalen Stigmen.

Alle Stigmen dieses Typus sind gleich gebaut. Daher ist man berechtigt sie unter eine Gruppe zu stellen. Nebenbei sei bemerkt, daß auch KRANCHER drei Gruppen aufstellt; sie sind mit den hier aufgeführten keineswegs identisch. KRANCHER unterscheidet:

»1) Bruststigmen, welche sich durch eine ziemliche Länge und geringe Breite auszeichnen und nicht allzureichlich behaart sind.

2) Fünf vordere Abdominalstigmen, welche eine mehr elliptische Form besitzen und an der einen Seite mit langen, starken Haaren besetzt sind, während die andre Seite deren nur ziemlich kurze aufweist.

3) Die beiden letzten abdominalen Stigmen, welche sich sowohl durch ihre bedeutende Größe, als durch ihre enorm dichte Behaarung auszeichnen.«

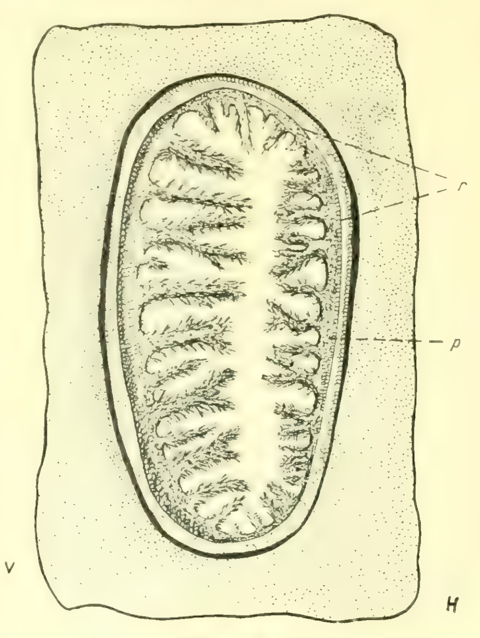


Fig. 3.

Ein abdominales Stigma in der Aufsicht. *V*, vordere kopfwärts gelegene Seite; *H*, hintere Seite des Stigmas.

Die beiden letzten Gruppen, welche für uns hier in Betracht kommen, bestehen nach meiner Ansicht zu Unrecht. Darauf habe ich schon in einer Mitteilung im Zoologischen Anzeiger hinweisen können. Denn Größenunterschiede und eine stärkere Behaarung — die Charakteristika der letzten Gruppe — berechtigen kaum zu einer Trennung völlig gleich gebauter Organe.

Die Stigmen des abdominalen Typus zeigen sämtlich eine mehr oder weniger elliptische Form. Das erste abdominale Stigma — es liegt, wie schon erwähnt, nahe am Metathorax — stellt eine langgezogene Ellipse dar. Die folgenden werden kleiner und gedrungener bis zum vierten Stigma, das die kleinsten Maße aufweist. Die nächsten werden wieder größer und es wird ein Maximum erreicht mit dem vorletzten Stigma, welches bis zu 2 mm und mehr mißt. Das letzte Stigma bleibt hinter ihm nur wenig an Größe zurück.

Folgende Tabelle diene zur besseren Übersicht über das Gesagte. Die Maße beziehen sich auf die Längen der gedachten Hauptachsen. Die Werte sind aus einer Reihe von Messungen an verschiedenen Tieren gewonnen und geben die gefundenen Extreme an:

	Länge in mm	Breite in mm
1	1,8—2	0,5—0,6
2	1,1—1,7	0,6—0,9
3	0,7—1,0	0,5—0,6
4	0,7—1,1	0,5—0,6
5	0,9—1,4	0,4—0,6
6	0,9—1,4	0,5—0,6
7	2,2—2,5	0,7
8	2,1—2,3	0,6—0,8

Bei den Abdominalstigmen zeigt das mit seinem Rande (*r*) überhängende Peritrem (*p*) eine zierliche Felderung, die von kleinen Leistchen herrührt, welche sich auf ihm erheben (Fig. 3 u. 4). [Der Name »Peritrema« ist seit DUFOUR in die Literatur übergegangen; er stammt von AUDOUIN (»un anneau corné qui les [stigmates] entoure et qui est cette petite pièce que M. AUDOUIN a nommé péritrème . . .) LACORDAIRE, p. 99, Tome II.] Der überhängende Rand (*r*) ist namentlich auf den Schnittbildern sehr deutlich zu erkennen und ich darf schon jetzt auf sie hinweisen (Fig. 7, 8, 9). Der innere Rand des Peritrems trägt die Haare des Reusenapparates. Sie verleihen dem Stigma das charakteristische Aussehen. Diese zierlichen Haargebilde sind teils verzweigt, teils unverzweigt und ihrerseits wieder mit Haarbüscheln besetzt. Die Haare der vorderen, dem Kopf zugewandten Seite (KRANCHER nennt das hintere Seite!) sind durchweg länger als die der andern. Es biegt dadurch der feine Spalt, den die sich nicht überdeckenden Enden der Haare frei lassen nach hinten aus. Die Haare stehen nicht horizontal in der Körperebene, sondern ragen alle schräg in die Höhe, ein Verhalten, das sich aus den Schnittbildern deutlich entnehmen läßt. Die Haare eines Stigmas besitzen keineswegs die gleiche Stärke. Namentlich bei den vorderen Stigmen ist es eine durchaus nicht seltene Erscheinung, daß sich zwischen die stärkeren Haare außerordentlich feine einordnen, die dann durch ihren der Längsrichtung parallel gestellten Haarbesatz einer fein ausgezogenen Pinselspitze vergleichbar sind. Bei den letzten Stigmen trifft man diese feinen Haare seltener. Überhaupt sind die Haare der beiden letzten Abdominalstigmen viel gedrungener und kräftiger gebaut als die aller übrigen. Die Behaarung

wird dadurch bedeutend dichter, wie es Fig. 4 deutlich erkennen läßt. Gerade dieses letzte Stigma (Fig. 4) wird noch durch lange Haare des vorhergehenden Segments überdeckt. In der Figur sind die Ansatzstellen dieser Haare durch kleine Ellipsen gekennzeichnet. Fig. 2 zeigt

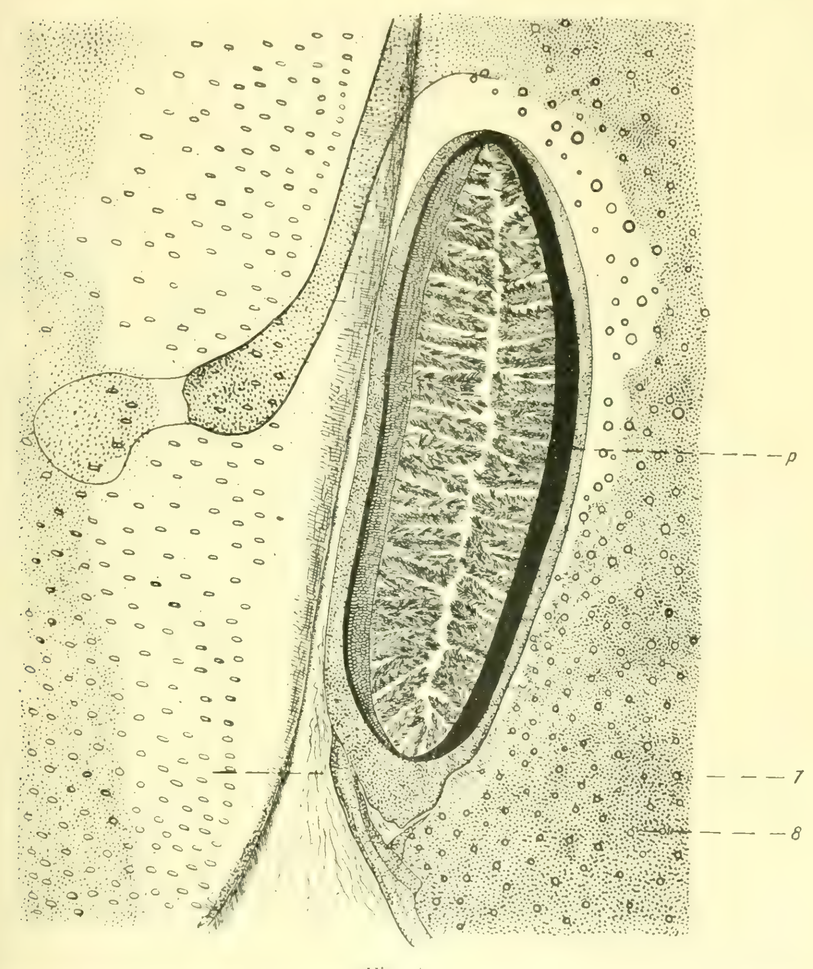


Fig. 4

Das letzte abdominale Stigma in seiner Umgebung. 7, siebentes Abdominalsegment; 8, achtes Abdominalsegment.

die überdeckenden Haare selber. Die starke Chitinisierung der beiden letzten Stigmen läßt bei oberflächlicher Betrachtung die Verhältnisse des Peritrems nur schwer erkennen. Daher das breite schwarze Band in Fig. 4. Auf Schnitten zeigt das Peritrem jedoch dieselbe Beschaffen-

heit wie das aller übrigen Abdominalstigmen. (Eine sehr gute Abbildung des letzten abdominalen Stigmas gibt LACORDAIRE, Planche 17, fig. 5. Ebenda findet sich auch eine Figur, entsprechend unsrer Fig. 2, die die Verteilung der acht Stigmenpaare am Abdomen zeigt. Planche 17, fig. 4.)

Der innere Rand des Peritrems setzt sich ins Körperinnere fort als Stigmengrube (Name von VERHOEFF, 1895). An die Stigmengrube,

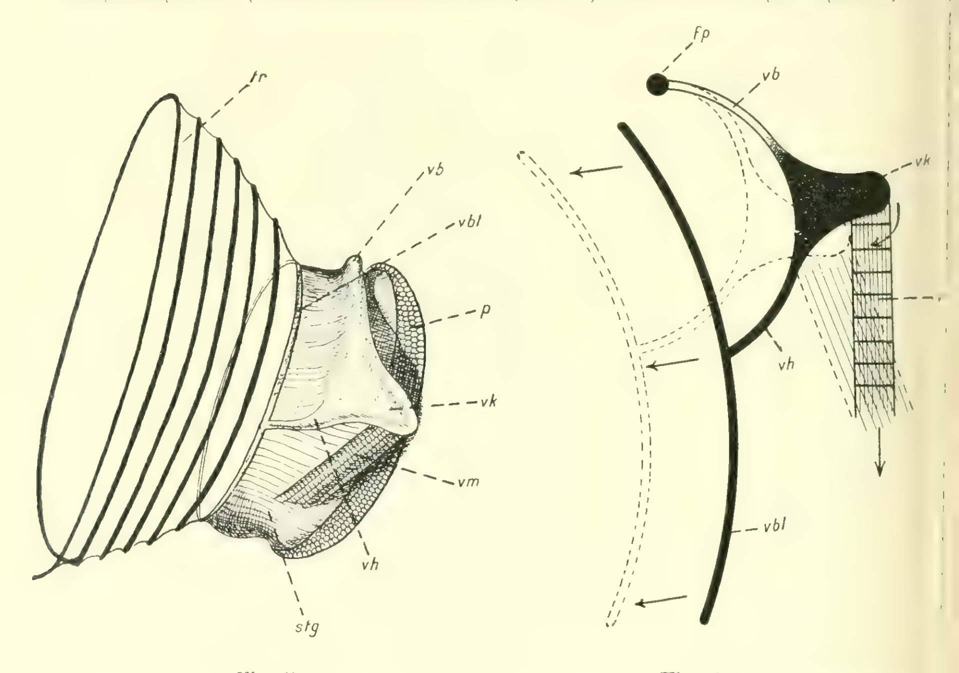


Fig. 5.
Der Verschlußapparat eines Stigmas des abdominalen Typus schematisiert.

Fig. 5a.
Schema zur Erläuterung der mechanischen Vorgänge bei der Kontraktion des Verschlußmuskels (Abdominaler Typus.)

die sozusagen ein kurzes, wenig stark chitinisiertes Rohr darstellt, schließt sich dann die Trachee an. Die Wandung der Stigmengrube bildet durch Ausfaltung die Chitinteile des Verschlußapparates, dessen Beschreibung ich mich zunächst zuwenden möchte. Ich benutze dabei die Nomenklatur, die von LANDOIS und THELEN zuerst gebraucht wurde und unterscheide demgemäß einen Verschlußkegel, Verschlußmuskel, Verschlußbügel, ein Verschlußband und einen Verschlußhebel. Das Schema, Fig. 5, läßt alle diese Teile erkennen. (Alle Verhältnisse sind stark übertrieben!) An das Peritrem (*p*) setzt die rohrförmige Stigmengrube (*stg*) an. Eine starke Falte der Stigmengrube, die sich gegen

die Mitte hin kegelförmig auszieht, läßt drei Teile erkennen: das Verschlußband (*vb*), den Verschlußkegel (*vk*) und den Verschlußhebel (*vh*). Der Verschlußhebel (*vh*) setzt an dem Verschlußbügel an, der seinerseits den Anfang der Trachee bedeutet. An der freiragenden Spitze des Verschlußkegels (*vk*) setzt der Verschlußmuskel (*vm*) an und spannt sich zwischen ihr und der Stigmengrube aus. Fig. 6 gibt die getreue Ansicht eines Stigmas vom Körperinnern aus. Man sieht bei Fig. 6

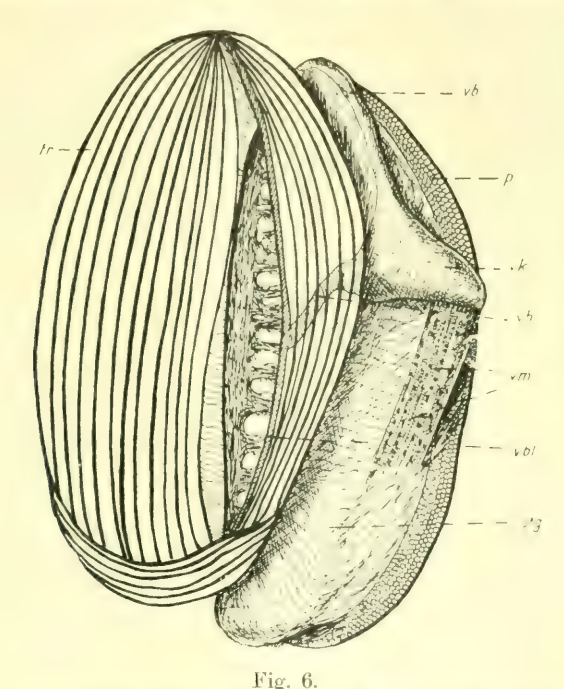


Fig. 6.

Verschlußapparat eines abdominalen Stigmas (nicht schematisiert).

in das Lumen der abgeschnittenen Trachee hinein. Die Trachee ist am Grunde auf der einen Seite begrenzt von dem Verschlußbügel (*vbl*). Auf der andern Seite geht sie in die Wandung der Stigmengrube unmittelbar über. An der Mitte des Verschlußbügels (*vbl*) setzt der Verschlußhebel (*vh*) an, der seinerseits in den Verschlußkegel (*vk*) übergeht. Der Verschlußkegel (*vk*) setzt sich in das Verschlußband (*vb*) fort, welches als elastische Gegenkraft zu dem Verschlußmuskel (*vm*) zu denken ist. Bei Kontraktion des Verschlußmuskels wird der Verschlußkegel der Stigmengrube genähert, der Verschlußhebel drückt den Verschlußbügel vor sich her nach der gegenüberliegenden Wand der Stigmengrube und der Spalt am Grunde der Trachee wird verschlossen.

Das der Fig. 5 beigegebene Schema 5*a* soll die mechanischen Vorgänge bei der Kontraktion des Verschlußmuskels noch näher erläutern. Es sind infolgedessen auch nur die durch die Kontraktion des Muskels beeinflußten Teile gezeichnet. Alles übrige ist weggelassen. Die Kontraktion des Verschlußmuskels (*vm*) entspricht einer Bewegung, deren Sinn durch den Pfeil an dem freien Ende des Muskels in der Figur angedeutet wird. Der Verschlußkegel (*vk*) wird gezwungen sein, diese Bewegung mitzumachen. Nun ist aber der Verschlußkegel durch das Verschlußband (*vb*), das sich eine Strecke weit um die Stigmengrube schlingt (Fig. 6) verhindert eine Bewegung auszuführen, die dem Sinn der Muskelkontraktion entspräche. Und wäre das Verschlußband (*vb*) nicht elastisch (es ist in der Figur nicht schraffiert), so wäre eine Bewegung des Verschlußkegels undenkbar und der Verschlußmuskel hätte keinen Sinn. Wir müssen also das Verschlußband (*vb*) als elastische Gegenkraft zu den Muskel (*vm*) auffassen. Das Verschlußband (*vb*) selbst ist mit der Stigmengrube verwachsen, sein Ende also fest, welche Stelle in der Figur durch den schwarzen Punkt (*fp*), den Fixpunkt markiert

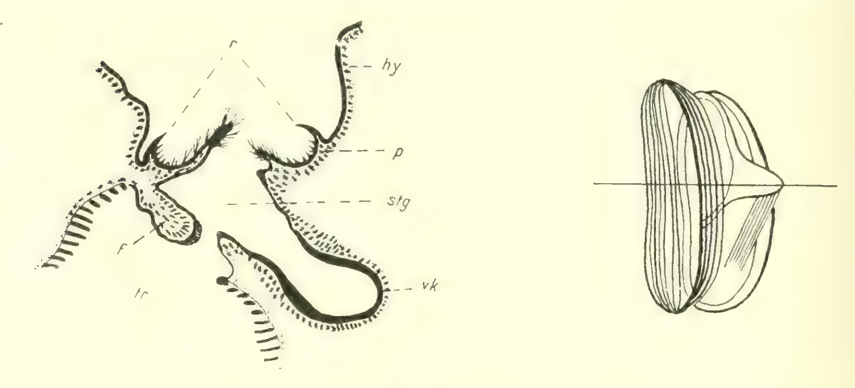


Fig. 7.

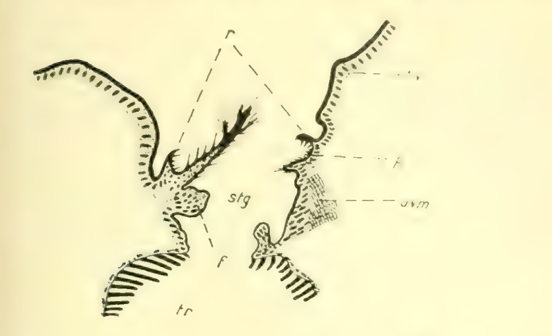
Schnitt durch ein abdominales Stigma. Die Lage des Schnittes wird aus dem beigegebenen Schema ersichtlich.

ist. Kontrahiert sich nun der Muskel, so führt der Verschlußkegel eine drehende Bewegung aus, die durch den Pfeil an seiner Spitze bezeichnet wird. Verschlußkegel, Verschlußhebel und Verschlußbügel rücken so an die Stelle, die in der Figur gestrichelt eingezeichnet wurde. Es wird also die Bewegung des Muskels durch diesen Mechanismus in eine andere übertragen, deren Sinn zu der Kontraktionsrichtung etwa senkrecht steht.

Nach Krancher setzt der Verschlußmuskel an der »Trachee« an.

Schon aus rein mechanischen Gründen ist ein solches Verhalten unwahrscheinlich.

Einige Schnittbilder mögen noch zum genaueren Verständnis des Gesagten beitragen. Fig. 7 gibt, wie das nebenstehende Schema zeigt, einen Schnitt durch die größte Ausdehnung des Verschlußkegels (*vk*). Wir sehen hier wie auf allen folgenden Schnitten deutlich den über-



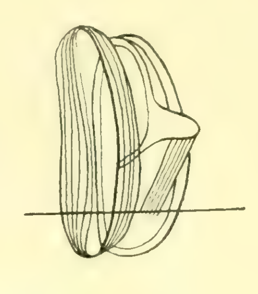
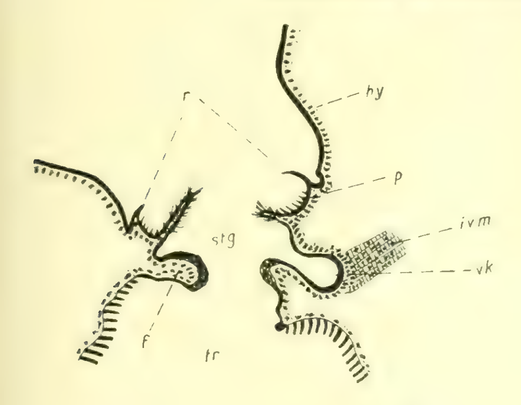


Fig. 8.

Schnitt durch ein abdominales Stigma. Der Schnitt trifft, wie auch das Schema zeigt, die Insertionsstelle (*ivm*) des Verschlußmuskels.



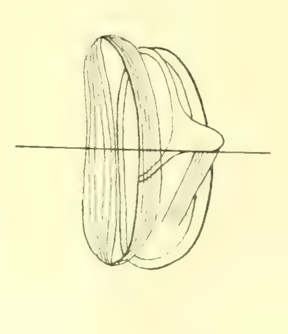


Fig. 9.

Schnitt durch die Ursprungsstelle des Verschlußmuskels eines abdominalen Stigmas. Vgl. das Schema.

hängenden Rand (*r*) des Peritrems (*p*), auf den schon oben aufmerksam gemacht wurde. Der Verschlußkegel (*vk*) selbst stellt eine stark chitinisierte, weit ausladende Falte der Stigmengrube dar; auch der Verschlußbügel (*vbl*) ist am Anfang der Trachee als eine stärker chitinisierte Leiste zu erkennen. Sehr deutlich erscheint auch die Verschiebung des Tracheenspaltes gegen den äußeren Spalt, den die Haare freilassen.

Die beiden nächsten Figuren (8 und 9) geben wiederum Querschnitte. Und zwar trifft die erste die Insertion des Verschlußmuskels (*ivm*) am Verschlußkegel, die zweite dessen Ursprung (*uvm*) an der Stigmengrube (*stg*).

Fig. 10 endlich zeigt uns den Verschlußmuskel der ganzen Länge nach getroffen. Der Verschlußkegel (*vk*) erscheint als kreisrunder

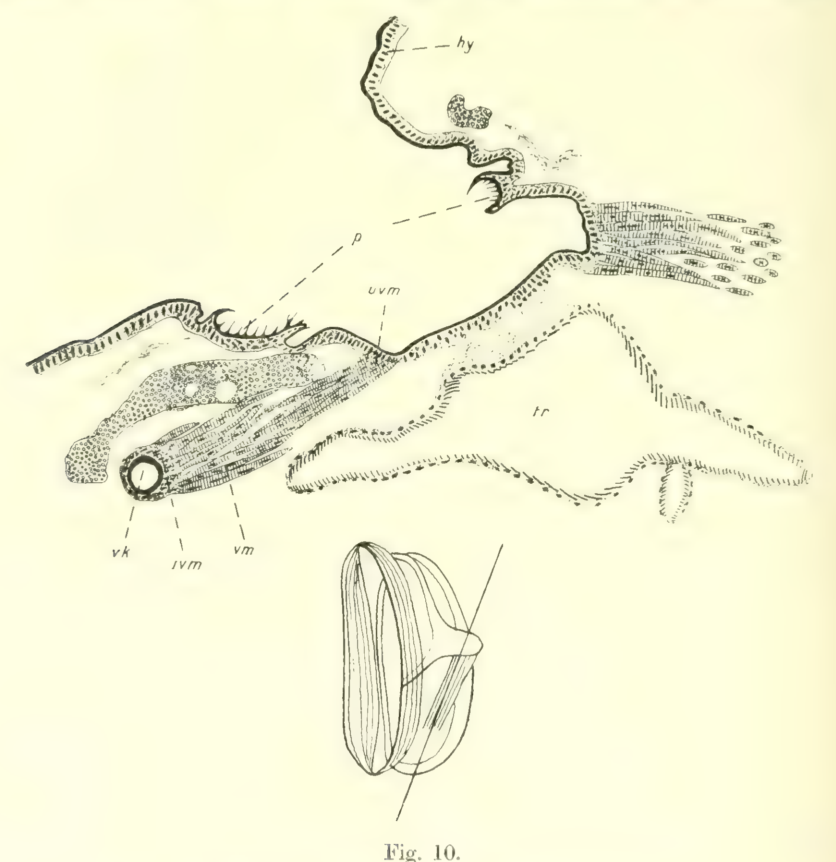


Fig. 10.
Schnitt durch die ganze Länge des Verschlußmuskels.

Ring; die Trachee hat die Stigmengrube noch nicht erreicht. Es ist gerade diese Figur vorzüglich geeignet die Ansicht Kranchers von dem Ansatz des Verschlußmuskels an der Trachee zu widerlegen. Der Muskel, der auf der andern Seite der Stigmengrube inseriert, hat nichts mit dem Verschlußapparat zu tun. Er bewegt das Stigma als Ganzes in seiner weichhäutigen Umgebung; von A. Bauer (1910) wird er als Musculus transversalis beschrieben.

2. Das erste thoracale Stigmenpaar.

Im Gegensatz zu den eben beschriebenen abdominalen Stigmen erheben sich die ersten thoracalen schornsteinartig aus der Verbindungshaut von Pro- und Mesothorax hervor (s. Fig. 1). Es wird das ermöglicht durch die stark chitinisierte Wandung (*w*) des Stigmas, die wie

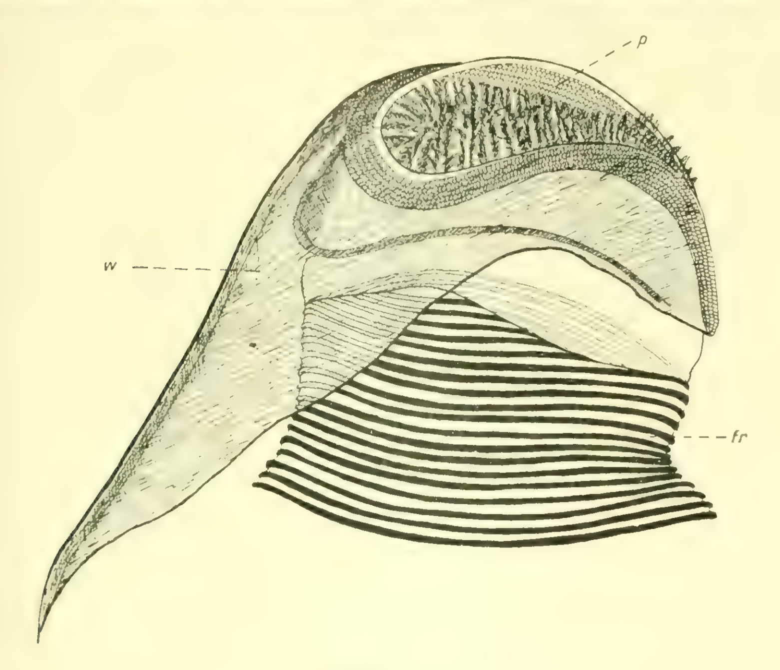


Fig. 11.

Das erste thoracale (prothoracale) Stigma in einer Seitenansicht.

ein Mantel das ganze Gebilde umhüllt (Fig. 11). An ihrem oberen Rande schlägt sich die Wand nach innen um und bildet des Peritrem, (*p*) (Fig. 14), so daß die eigentliche Stigmenöffnung ins Innere versenkt erscheint. Das Peritrem zeigt denselben Bau. wie das der abdominalen Stigmen. (Dieses Stigma findet sich in einer Aufsicht, die allerdings ob ihrer geringen Vergrößerung kaum Details erkennen läßt, bei Lacordaire abgebildet. Lacordaire bezeichnet dieses Gebilde als »thoracales Stigma«; aus der Abbildung geht zweifellos hervor, daß er unser erstes thoracales Stigma meint. L. a. a. O. Planche 17, Fig. 2.) Wie aus den Schnittbildern (Fig. 14, 15) hervorgeht, hat hier die Stigmengrube eine weit größere Ausdehnung. als bei dem abdominalen Typus. Auch sind die Chitinhaare nicht nur am Rande des Peritrems verteilt.

sondern rücken weit in das Innere der Stigmengrube hinein. Fig. 11 zeigt das Stigma von seiner der Körpermediane zugekehrten Seite; Fig. 12 und 13 stellen die andern Seite dar. Hier scheint das Peritrem an der vorderen Seite unterbrochen zu sein durch einen wenig stark chitinisierten Wulst, welcher typische Sinneskegel trägt. Das Peritrem selber weicht an dieser Stelle nach innen aus. Direkt unter dem Sinneshügel liegt der Verschlußapparat des Stigmas. Auf ihn beziehen sich

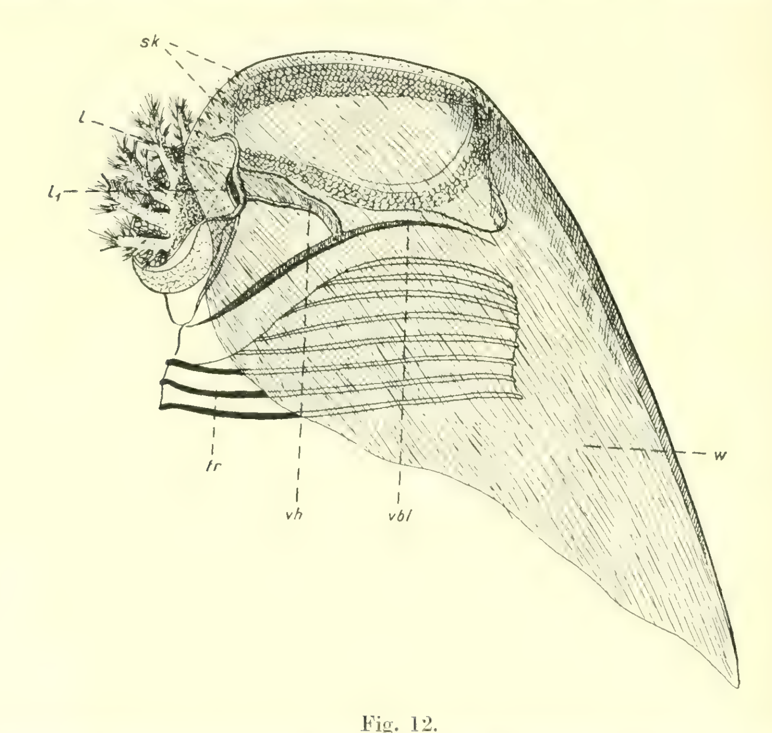


Fig. 12.

Dasselbe Stigma von der andern (der Körpermediane abgewandten) Seite gesehen. Die Figur zeigt nur die Chitinteile des Verschlußapparates.

die sich ergänzenden Fig. 12 und 13. Fig. 12 zeigt die Chitinteile; in Fig. 13 ist der Verschlußmuskel mit eingezeichnet, alle andern Details aber weggelassen, um das Bild nicht zu verwirren. Einen Verschlußkegel findet man hier nicht ausgebildet. Der Verschlußmuskel (*vm*) setzt an einer chitinigen Leiste (l_1) an und nimmt seinen Ursprung an der Stigmengrube. Die Chitinteile des Verschlußapparates sind rechtwinkelig gebogen. Die Drehachse liegt in der Spitze des rechten Winkels und wird durch die hintere Leiste l_2 repräsentiert. Diese hintere Leiste l_2 bildet die Basis des Verschlußhebels (*vh*), der seiner-

seits den einen Schenkel des rechten Winkels darstellt. Der Verschlußhebel selbst greift in der Mitte des Verschlußbügels (*vbl*) ein.

Das Schema Fig. 13*a* bei Fig. 13 soll ähnlich wie früher die Wirkung des Verschlußmuskels verständlicher machen. Das Schema ist als Grund-

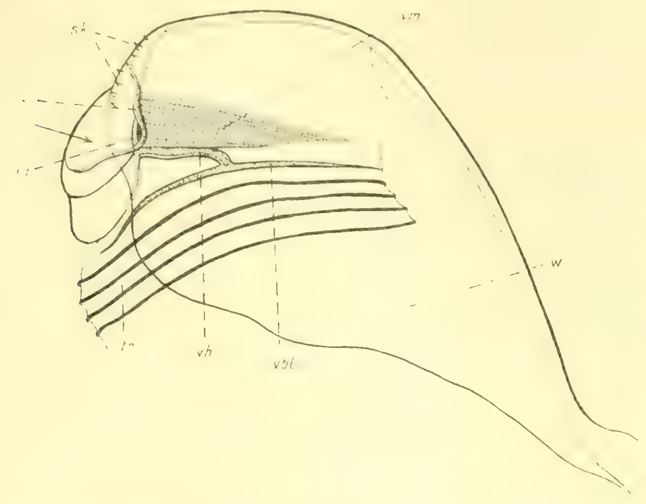


Fig. 13.

Der vollständige Verschlußapparat des ersten thoracalen Stigmas; alle Details sind weggelassen. Der Pfeil bezeichnet den Eingang zur Stigmengrube.

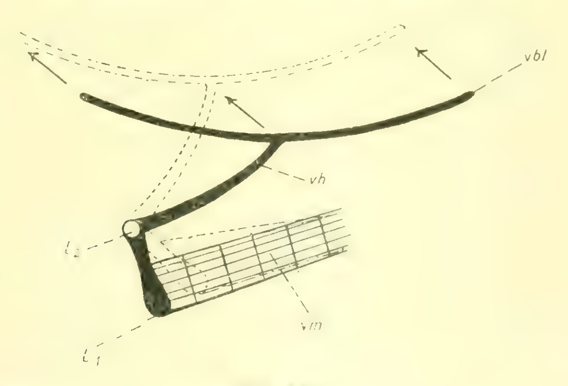


Fig. 13*a*.

Schema der Wirkung des Verschlußmuskels. (Typus des ersten thocaralen Stigmas. Die Figur ist als Grundriß zu verstehen.

riß zu verstehen, d. h. man sieht nicht wie in den Fig. 11, 12 und 13 von der einen oder der andern Seite auf die Chitinteile des Verschlußapparates, sondern sie sind in einer Weise dargestellt, wie sie sich dem Beschauer darstellen würden, wenn er über der Öffnung des Stigmas

stehend die Chitinteile auf die Zeichenebene projicierte. Es ist wohl unnötig zu betonen, daß auch in diesem Schema, wie früher, alle Verhältnisse der größeren Deutlichkeit halber stark übertrieben sind, und nur die wesentlichen Teile eingezeichnet wurden. Die Drehachse l_2 des ganzen Systems ist als weißer Punkt gezeichnet; sie ist als Fixpunkt zu denken. Nach vorn setzt sich ein Chitinstück an, das an seinem freien Ende eine Anschwellung, die Leiste l_1, aufweist. An ihr setzt der Verschlußmuskel (*vm*) an. Nach innen (der Stigmengrube) zu setzt der Verschlußhebel (*vh*), der den Verschlußbügel (*vbl*) trägt, an der Drehachse l_2 an. Bei der Kontraktion des Verschlußmuskels schlägt der Verschlußhebel mitsamt dem Verschlußbügel nach dem Lumen der Stigmenhöhle zu aus, eine Bewegung, die in dem Schema durch die Pfeile angegeben wird. Nach der Kontraktion haben wir dann die Stellung die in der Figur gestrichelt eingezeichnet ist; der Eingang zur Trachee ist jetzt zugequetscht.

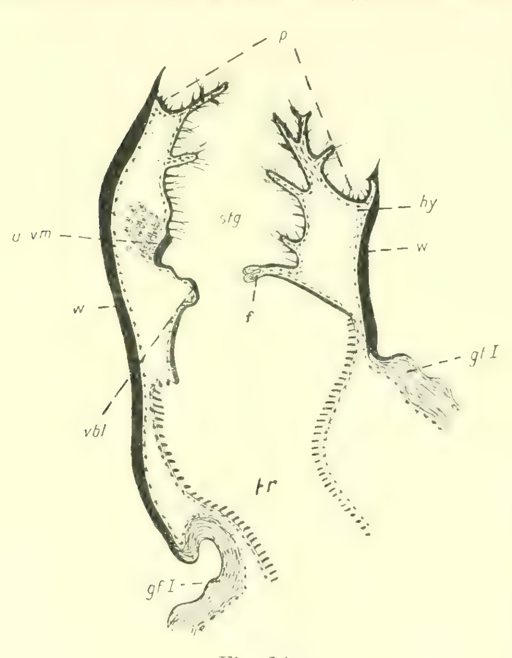


Fig. 14.

Längsschnitt durch das erste thoracale Stigma. Der Schnitt trifft die Ursprungsstelle des Verschlußmuskels (*uvm*).

Wie Fig. 14, ein Längsschnitt durch das ganze Stigma, zeigt, springt gerade gegenüber dem Verschlußbügel (*vbl*) eine Falte (*f*) vor, welche die Stigmengrube (*stg*) gegen die Trachee mit einem engen Spalt abschließt. Die Bewegung des Muskels (*vm*) braucht daher keine allzu große zu sein, um den Verschluß des Stigmas zu erwirken. Auch bei den abdominalen Stigmen ist, wie die Schnittbilder Fig. 7, 8 und 9 deutlich zeigen, eine Falte (*f*) ausgebildet, die gegenüber dem Verschlußbügel in das Lumen der Stigmenhöhle vorspringt. Und wenn wir noch später erfahren, daß auch bei den Larvenstigmen eine gleiche Falte ausgebildet ist, so liegt der Gedanke nicht allzufern, daß diese den Eingang zur Trachee fast zur Hälfte verschließende Falte der

Stigmengrube, ein allgemeines Charakteristikum bilden möchte für den typischen Quetschverschluß, der in allen drei Fällen vorliegt. Es ist diese Falte in allen drei Fällen unbedingt nötig. Denn der Effekt, den die Kontraktion des Verschlußmuskels hervorruft, ist ein solch geringer, daß er nie einen vollständigen Verschluß des Lumens der Stigmengrube bewirken könnte; da muß die Falte zu Hilfe kommen. Daß die Kontraktion des Verschlußmuskels in Wahrheit nur eine geringe Wirkung haben kann, zeigen am deutlichsten die Schemata; sie sind denkbar günstig gewählt und demnach ist der Effekt nach der Kontraktion nur ein sehr geringer. Doch das nur nebenbei.

Die Fig. 14 und 15 sind so gewählt, daß sie den Ursprung des Verschlußmuskels (*uvm*) an der Stigmengrube (Fig. 14) und dessen Insertion (*ivm*) an der Leiste l_1 (Fig. 15) zeigen. Auf die große Ausdehnung der Stigmengrube, die aus diesen beiden Schnittbildern besonders deutlich wird, ist schon oben verwiesen worden. Fig. 15 trifft auch den schon oben erwähnten Sinneshügel auf dem eine Anzahl Sinneskegel (*sk*) verteilt sind; wir sehen an dieser Stelle, nach Vergleich mit Fig. 14, das Peritrem unterbrochen und etwas weiter nach innen rücken. Im übrigen werden die Figuren wohl kaum einer Erläuterung bedürfen.

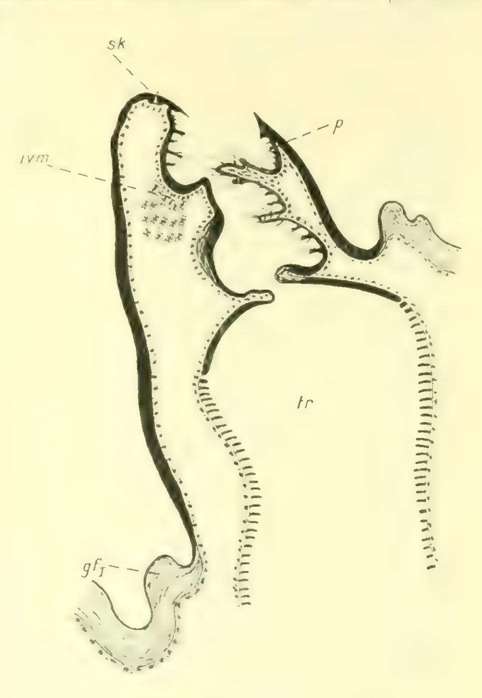


Fig. 15.

Längsschnitt durch das erste thoracale Stigma. Der Schnitt trifft die Insertionsstelle des Verschlußmuskels (*ivm*).

3. Das zweite thoracale Stigmenpaar.

Schon ein Blick auf Fig. 16 und 17 lehrt, daß wir es hier mit einer ganz abweichend organisierten Vorrichtung zu tun haben. Während wir bei den beschriebenen Typen von einem Quetschverschluß sprechen müssen, haben wir hier einen ausgesprochenen Lippenverschluß vor-

liegen; Stigmen mit Lippenverschluß sind bei Coleopteren, soweit ich unterrichtet bin, nicht bekannt. Ein dem vorliegenden ähnlicher Verschlußmechanismus wird von KRANCHER bei den Thoracalstigmen von *Musca domestica* beschrieben und abgebildet.

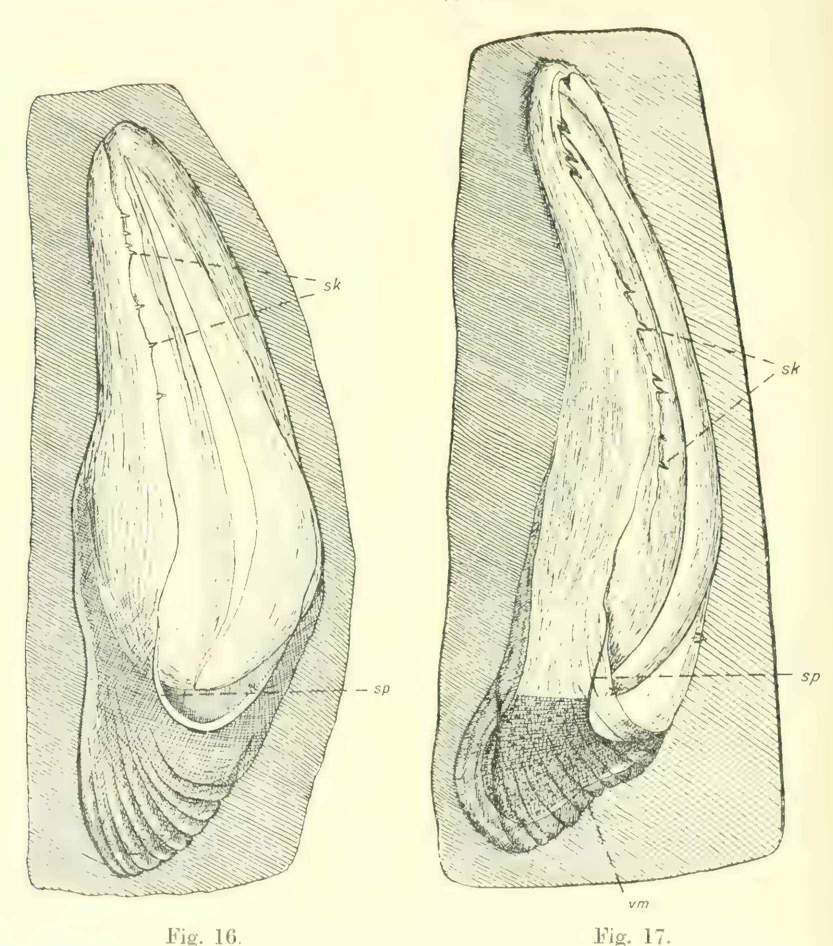


Fig. 16.
Das zweite thoracale Stigma in der Aufsicht. Mit Kalilauge behandeltes Präparat.

Fig. 17.
Das zweite thoracale Stigma in seitlicher Ansicht mit dem Verschlußmuskel (*vm*).

Das Stigma selbst liegt sehr versteckt unter dem Epimeron des Mesothorax (*epmII*) (s. auch Fig. 1). Fig. 18 gibt eine Ansicht des Gebildes in situ. Die große Chitinplatte rechts stellt das Episternum des Metathorax dar (*epsIII*). An seinem oberen Rand ist noch ein Teil des Hinterflügelgelenkes zu sehen. Der vordere Rand des metathoracalen Episternums verbindet sich mit dem Episternum des Meso-

thorax (*epsII*) durch eine häutige Gelenkfalte, in der das Stigma gelegen ist. Die Gelenkfalte mitsamt dem Stigma wird verdeckt durch das Epimeron des Mesothorax eine Chitinplatte, die in Fig. 1 deutlich zu sehen ist. In dem Präparat nach dem Fig. 18 angefertigt wurde, war das Epimeron II (*epmII*) weggeschnitten, um das Stigma freizulegen; einzelne Splitter sind noch vorhanden und mit *epmII* bezeichnet. Durch Heben der Elytren kann man es beim lebenden Tier leicht er-

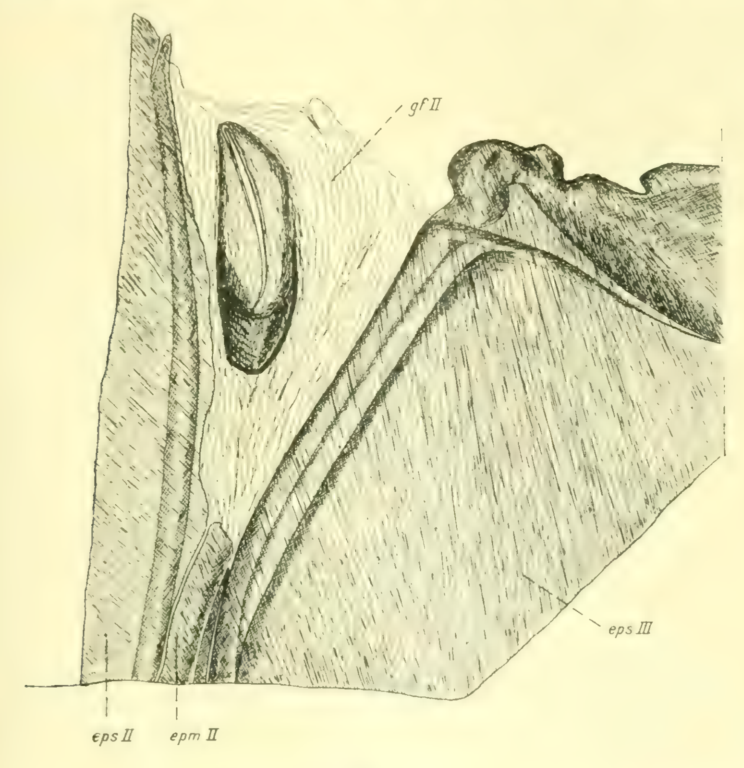


Fig. 18.

Das zweite thoracale Stigma in situ. *gf*. Gelenkfalte zwischen Meso- und Metathorax.

reichen, daß das sonst fest an dem Episternum III anliegende Epimeron II, sich von demselben abhebt und das Stigma in der Gelenkfalte sichtbar wird.

Über dieses Stigma, sowie über das erste thoracale Stigma findet sich bei Krancher nur der schon oben zitierte Satz: »Bruststigmen, welche sich durch eine ziemliche Länge auszeichnen und nicht allzu reichlich behaart sind.« Ich halte es dennoch nicht für ausgeschlossen, daß er beide Gebilde überhaupt nicht gesehen hat. Denn seine Cha-

rakteristika passen auf keines von beiden Stigmen und zu dem sind die beiden grundverschiedenen Gebilde auf keinen Fall in einen Topf zu werfen.

Das zweite thoracale Stigma hat etwa die Form eines langgezogenen Ovales. Die beiden Enden sind von Kappen überwölbt (Fig. 16 u. 17), deren untere stark chitinisiert ist. Zwischen den beiden Kappen erstrecken sich zwei zarte wulstförmige Lippen. Diese Lippen lassen einen Spalt frei, der in Fig. 16 geöffnet, in Fig. 17 geschlossen erscheint. Ein Peritrem finden wir hier nicht ausgebildet.

Der Verschlußapparat dieses Stigmas liegt in der unteren stärker chitinisierten Kappe (Fig. 17) der Verschlußmuskel (*vm*) nimmt seinen Ursprung an der stark chitinisierten Leiste an der Basis der unteren Kappe. Er inseriert an einer zarten hufeisenförmigen Spange (*sp*), die beiden Lippen aufliegt. Durch Kontraktion des Muskels wird die Spange (*sp*) nach unten gezogen, die Lippen des Stigmas sind gezwungen diese Bewegung mitzumachen und der Spalt zwischen ihnen wird geschlossen. Fig. 16 zeigt ein Präparat, bei dem durch Auskochen mit Kalilauge der Verschlußmuskel entfernt wurde. Die hufeisenförmige Spange (*sp*) sehen wir daher weit nach oben gerückt, und das Stigma weit geöffnet. In Fig. 17 ist der Verschlußmuskel (*vm*) erhalten. Er ist ein klein wenig kontrahiert und die Spange (*sp*) infolgedessen etwas nach unten gezogen. Leider läßt die etwas seitliche Ansicht nicht erkennen, daß die Lippenränder näher zusammenstehen als in Fig. 16.

Es ist nicht undenkbar, daß bei erhöhter Atemtätigkeit des Käfers die Lippen des Stigmas in Schwingung versetzt werden und so den Ton erzeugen, den der Käfer kurz vor dem Auffliegen vernehmen läßt. Auch die vorspringende Falte (*f*) des ersten thoracalen und der abdominalen Stigmen könnte man wohl in diesem Sinne, als »Brummzunge« deuten. Wenn ich auch selbst dieser Sache sehr skeptisch gegenüberstehe und vor allem über keine experimentellen Resultate verfüge, so wollte ich doch nicht versäumen diesen Gedanken, der mir bei der Lektüre von Landois aufstieß, wenigstens unter allem Vorbehalt zu erwähnen.

Schon bei der Beschreibung des ersten thoracalen Stigmas hatte ich Sinnesorgane zu erwähnen, die auf ihm verteilt liegen. Ebensolche finden wir auch auf dem zweiten thoracalen Stigma (Fig. 19). Diese Figuren zeigen typische Arthropodensinneskegel und gleichen sehr den von Nagel als Geruchsorgane angesprochenen Sinnesorganen an den Tastern von *Dytiscus*. Wenn ich sie als Geruchsorgane bezeichnen möchte, so ist das nur eine Vermutung.

Zuweilen fanden sich auf den zweiten thoracalen Stigmen Haarbildungen wie sie Fig. 20 wiedergibt. Sie sind äußerst klein und zart;

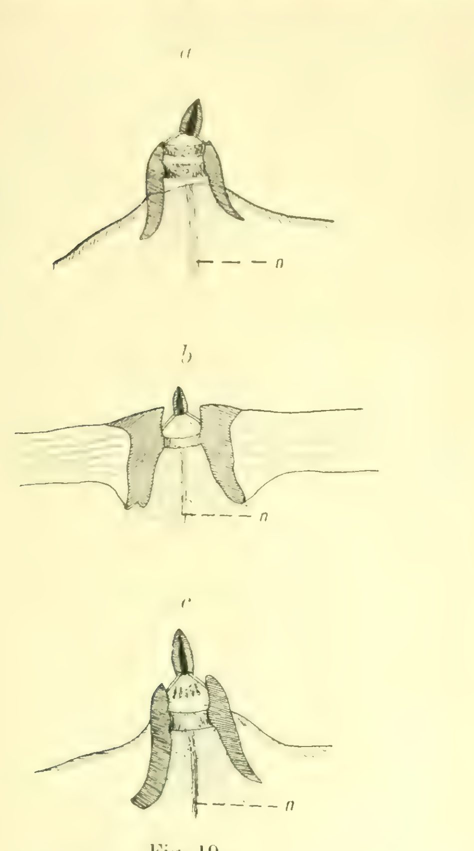


Fig. 19.
Verschiedene Typen von Sinnesorganen, die sich auf dem ersten und zweiten thoracalen Stigma finden.



Fig. 20.
Chitinhaarbildungen des zweiten thoracalen Stigmas.

und stehen in der Nähe des Saumes der Sinneskegel. Ihnen die Funktion eines Reusenapparates zuzuschreiben, läßt ihre Kleinheit nicht zu.

B. Das Tracheensystem.

I. Einleitung.

Ausführliche Beschreibungen des Tracheensystems von Insekten, vor allem der Coleopteren, die bei dieser Untersuchung hauptsächlich in Betracht kommen, liegen kaum vor. Die einzig mir bekannte Arbeit, die das Tracheensystem eines Käfers ausführlich, bildlich und be-

schreibend behandelt, ist die Monographie von Straus-Dürckheim über den Maikäfer. Alle andern Darstellungen des Tracheensystems gaben hauptsächlich die Verhältnisse bei Larven. In der Monographie von Miall und Denny über die Küchenschabe findet sich zwar auch eine Darstellung des Tracheensystems, allein sie ist wohl nur als orientierender Überblick über dieses Organsystem gedacht und kann als grundlegende Arbeit hier nicht in Betracht kommen. Vorliegende Untersuchung stützt sich demnach in der Behandlung des Stoffes sowie in der Nomenklatur auf die Monographie Straus-Dürckheims. Wenn es nun auch nicht meine Aufgabe war vergleichend-anatomisch vorzugehen, sondern eine rein morphologische Beschreibung des Tracheensystems für eine Species zu geben, so lag es mir dennoch nahe an einzelnen Stellen, wo sich ein Vergleich mit dem Maikäfer und andern Hexapoden geradezu aufdrängte, auf Übereinstimmungen hinzuweisen.

Ein ausführliches Verzeichnis über die gesamte Literatur gibt Berlese. Auch in diesem zusammenfassenden Werk findet das Tracheensystem der Imago keine genauere Beschreibung; nur Figuren aus der schon erwähnten Monographie Straus-Dürckheims über den Maikäfer auf die im Text hingewiesen wird, sind als Beispiel dieses reich verzweigten und komplizierten Organsystems beigegeben.

In vorliegender Arbeit ist der Kopf und der Thorax eingehend behandelt, während das Abdomen in der Darstellung etwas zurücktritt. Es bietet das Abdomen weniger interessante Komplikationen als die beiden erstgenannten Abschnitte des Körpers. Zudem sind die Tracheen in dem Abdomen so zahlreich, daß nur an der Hand eines ungeheuren Figurenmaterials eine eingehendere Beschreibung ermöglicht wird. Wenn ich also das Abdomen summarisch behandle, so folge ich darin nicht nur Straus-Dürckheim, sondern auch dem Gebote der Klarheit und Übersichtlichkeit.

II. Methode.

Die Tiere wurden in der von A. Bauer angegebenen Weise in Paraffin eingeschmolzen, um so eine sichere Fixierung bei der Präparation zu erhalten. Die Präparation selbst wird am besten unter Alkohol (60%) vorgenommen. Beim frisch getöteten Tier stört meist die unter dem Einfluß des Alkohols gerinnende Blutflüssigkeit; es empfiehlt sich daher vor Beginn der Präparation den Käfer an einer nicht in Betracht kommenden Stelle anzuschneiden und etwa 1/4 Stunde unter fließendes Wasser zu setzen. Es wird so der größte Teil des Blutes ausgespült und entfernt.

Die Präparation unter Alkohol hat entschieden Nachteile. Die Flüssigkeit dringt sehr rasch in die Tracheen ein; die Luft, die die Tracheen als deutliche Silberfäden erscheinen ließ, wird verdrängt, die Tracheen werden durchsichtig und heben sich nur sehr undeutlich von dem hellen Untergrund der Muskeln und des Fettkörpers ab. Es ist das ein Nachteil, der sich durch Präparation unter Wasser leicht beheben ließe, wenn nicht durch das Wasser eine allzuschnelle Maceration der Gewebe hervorgerufen würde.

Bei schwieriger zu präparierenden Teilen des Körpers, z. B. dem Kopf ist die Präparation unter Alkohol unbedingt notwendig, da infolge der reichen Verzweigungen der Tracheen und des ausgebreiteten Chitinskelettes im Innern der Kopfkapsel ein vorsichtiges und langsames Arbeiten unerläßlich ist. Durch Einpumpen von Luft mittels einer sehr fein ausgezogenen Pipette gelingt es die Tracheen streckenweise sehr klar hervortreten zu machen; es hat mir diese Methode über sehr viele Schwierigkeiten hinweggeholfen.

Bei der Präparation der Luftsäcke des Thorax, die binnen wenigen Minuten vom Alkohol duchsetzt sind, zog ich Wasser dem Alkohol vor. Möglichst rasches Arbeiten und eine nicht allzupeinliche Sparsamkeit mit dem Material kann hier einzig und allein den Nachteil der schnellen Maceration beheben. Als Lupe wurde ausschließlich das Zeisssche Binocular verwandt.

III. Allgemeine Bemerkungen.

Ehe ich die eigentliche Darstellung des Tracheensystems beginne, möchte ich einige Bemerkungen allgemeiner Art voraufschicken.

Zunächst was die Figuren angeht, so ist es klar, daß keine von ihnen die feinen und feinsten Capillaren verzeichnet. Es ist das einmal nicht nur unmöglich, sondern würde auch die Übersichtlichkeit des Ganzen in hohem Maße beeinträchtigen. Es stellt eben das Tracheensystem in seiner Gesamtheit ein derartig reich verzweigtes Gespinst von Röhren dar, daß an die bildliche oder beschreibende Darstellung von Einzelheiten kaum gedacht werden kann. Zudem sind die feineren und feinsten Ästchen starken individuellen Schwankungen unterworfen, so daß auch schon aus diesem Grunde der Beschreibung bedeutende Hindernisse in den Weg treten.

Eben diese individuellen Schwankungen sind aber auch bei den starken Ästen durchaus nicht zu den Seltenheiten zu rechnen. So habe ich mehrmals, um gleich ein Beispiel zu geben, die Tracheae cephalicae superiores nicht einmal annähernd gleich stark ausgebildet gefunden.

Es kommt vor, daß einer der beiden parallel laufenden Äste zu einem feinen Rohr zusammenschmilzt; es ist in diesem Falle der andre Ast in der Regel stärker ausgebildet. Rechnet man noch hinzu, daß die zahlreichen capillaren Querbrücken, so wie die ziemlich stark ausgebildete Quercommissur in der Nähe des Hinterhauptsloches beiden Ästen im Grunde genommen den Wert eines einzigen verleihen, so ist einer solchen individuellen Schwankung von vornherein jede Bedeutung genommen.

Was nun die Nomenklatur betrifft, so halte ich mich im wesentlichen an Straus-Dürckheim. Demgemäß bezeichne ich die einzelnen Stigmen von vorn nach hinten fortlaufend mit römischen Ziffern I—X. Wie schon Straus-Dürckheim richtig bemerkt, geht jedes Stigma in eine mehr oder minder blasig aufgetriebene »Ursprungstrachee« über, von der aus dann die den Körper durchziehenden Äste entspringen. («Chaque stigmate communique intérieurement avec une grosse trachée le plus souvent très courte, que je nomme ‚trachée d'origine'; Str.-D., p. 306.) Ich möchte nun, wenn ich vorhin die einzelnen Stigmen mit fortlaufenden römischen Ziffern bezeichnete, unter einer solchen nicht nur das Stigma, sondern auch die zu dem Stigma gehörige Ursprungstrachee verstanden wissen. Die von dieser Ursprungstrachee ausgehenden Äste erster Ordnung werden durch kleine arabische Ziffern, die Äste zweiter Ordnung durch kleine lateinische Buchstaben, und endlich die Äste dritter Ordnung durch kleine griechische Buchstaben bezeichnet.

Besonders ausgezeichnete Tracheen werde ich nach dem Vorgang Straus-Dürckheims mit besonderen lateinischen Namen belegen und dabei möglichst bestrebt sein, seine Nomenklatur bei *Dytiscus* zu erhalten. Allerdings verwendet Straus-Dürckheim nur französische Namen und ich werde sie, wie das schon Burmeister für die Muskeln getan hat, ins Lateinische vertieren, ohne dabei zu versäumen jedes Mal das französische Original beizugeben.

Bei der Bezeichnung der Muskeln halte ich mich an die Arbeit von A. Bauer.

IV. Das Tracheensystem.

1. Die Tracheen des ersten Stigmas.

Das erste Stigma, dessen Lage und Bau wir im ersten Teil dieser Untersuchung kennen lernten, geht in eine kurze Ursprungstrachee über. Diese Ursprungstrachee («la trachée d'origine qui se dilate en une grande poche arrondie». Str.-D., p. 325) zeigt nicht wie beim

Maikäfer eine Aufblähung, sondern stellt ein kurzes, cylindrisches Rohr dar. In Fig. 11 ist sie eine kleine Strecke weit gezeichnet und ich kann an dieser Stelle darauf verweisen. Bald nach dem Austritt aus der Stigmenwandung in das Körperinnere spaltet sie sich in mehrere Äste, teils stärkere, teils schwächere, im ganzen sieben an der Zahl.

a. Der Ast I_1 (Trachea cephalica superior).

Der erste von dem ersten Stigma ausgehende Ast ist der zweitgrößte (genau wie bei dem Maikäfer) und ich nenne ihn Trachea cephalica superior (trachée céphalique supérieure Str.-D.). Er entspringt

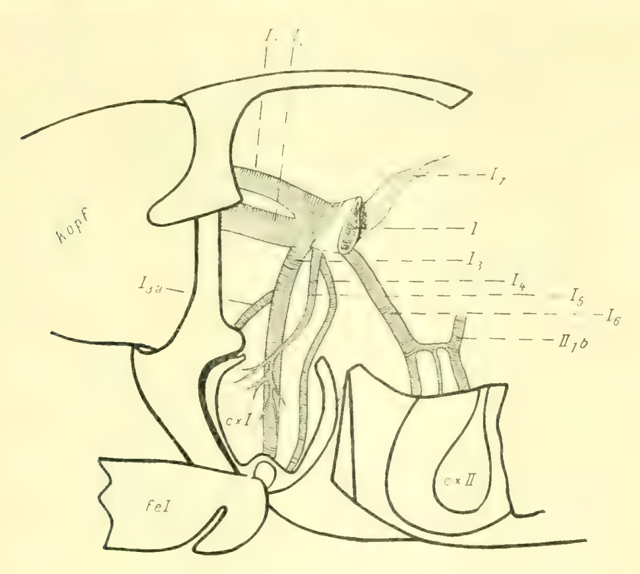


Fig. 21.

Prothorax von der Seite geöffnet; das erste (prothoracale) Stigma und die von ihm ausgehenden Tracheenäste (I_1–I_7).

zusammen mit dem größten Ast I_2 (Fig. 21) aus der Ursprungstrachee und läuft zunächst in einem Viertelbogen der Körpermitte zu. Dicht unter ihm verläuft in gleicher Weise I_2, die Trachea cephalica inferior (trachée céphalique inférieure Str.-D.). Die Trachea cephalica superior gibt noch in unmittelbarer Nähe des Stigmas einen kleinen Zweig ab, der hauptsächlich den Extensor trochanteris I, sowie die Extensores coxae versorgt.

Beide Tracheae cephalicae laufen dicht an dem medialen Extensor coxae vorbei und haben von da an einen geraden, kopfwärts gerichteten Verlauf. Sie folgen dabei dem Darmrohr, indem die Trachea cephalica

superior dem Darm aufliegt, die Trachea cephalica inferior sich seiner unteren Hälfte anschmiegt. Mit dem Darmrohr treten die vier Tracheen in das Hinterhauptsloch ein, um sich dann im Kopf weiter zu verzweigen. Fig. 22 stellt einen Schnitt quer durch den Kopf nahe dem foramen occipitale in etwas schematisierter Weise dar. Direkt über dem Darmrohr (*d*) sieht man die beiden Tracheae cephalicae superiores (I_1) dicht nebeneinander gelagert zu beiden Seiten des Herzens (*h*). Unter dem Darm je in eine Fettmasse (*ft*) eingebettet die beiden unteren Tracheenstämme, die Tracheae cephalicae inferi-

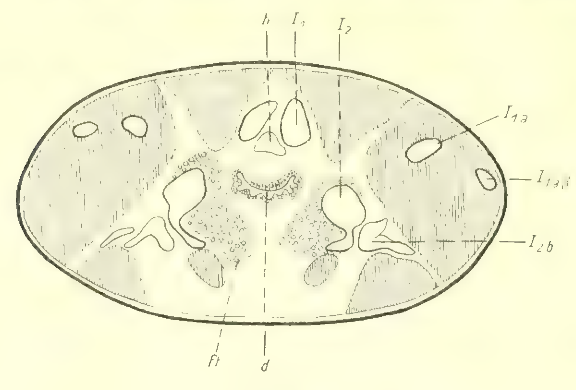


Fig. 22.

Querschnitt durch den Kopf etwa im letzten Drittel; schematisch. Die Figur zeigt die Lagebeziehungen der Tracheen I_1 (Trachea cephalica superior) und I_2 (Trachea cephalica inferior).

ores (I_2). Die schraffierten umfangreichen Organkomplexe stellen durch den Schnitt getroffene Muskeln dar. Es sind in der Hauptsache die Beweger der Mandibeln und Maxillen.

Bei ihrem Eintritt in das Foramen occipitale, man kann fast sagen noch in der häutigen Gelenkfalte, die Kopf und Thorax verbindet, zweigt die Trachea cephalica superior (Fig. 23 u. 24, I_1) einen starken Ast $I_1 a$ (Fig. 23 u. 24) ab, der in einem nach der Mediane concavem Bogen nach vorn läuft. Ich nenne diese Trachee ($I_1 a$) »Trachea ophthalmica« aus später zu erörternden Gründen. Kurz nach seiner Abspaltung von I_1 gibt $I_1 a$ einen schwächeren Ast $I_1 a\alpha$ ab, der sich bald in dem starken, die ganze hintere Schädelpartie erfüllenden Musculus flexor mandibulae reich verzweigend verliert. (Fig. 23 $I_1 a\alpha$.) $I_1 a\beta$ ein Ast von fast der gleichen Stärke wie $I_1 a$ entspringt von diesem lateral, immer noch in der Nähe des Foramen occipitale und verläuft dicht unter der Chitindecke, größtenteils auf dem musculus flexor mandibulae in einem nach unten convexem Bogen dem Auge zu (Fig. 23

u. 24 $I_1 a\beta$). Der hintere Rand des Auges nimmt seine reich zersplitterten Ästchen auf (Fig. 24) (Ramus ophthalmicus posterior).

$I_1 a$ gibt noch einen weiteren Ast an das Auge ab, kurz bevor er selbst die Augenhöhe erreicht hat, $I_1 a\gamma$ (Fig. 24). Im Unterschied zu dem eben erwähnten Ramus ophthalmicus posterior möchte ich diesen Ast als Ramus ophthalmicus superior ($I_1 a\gamma$) bezeichnen.

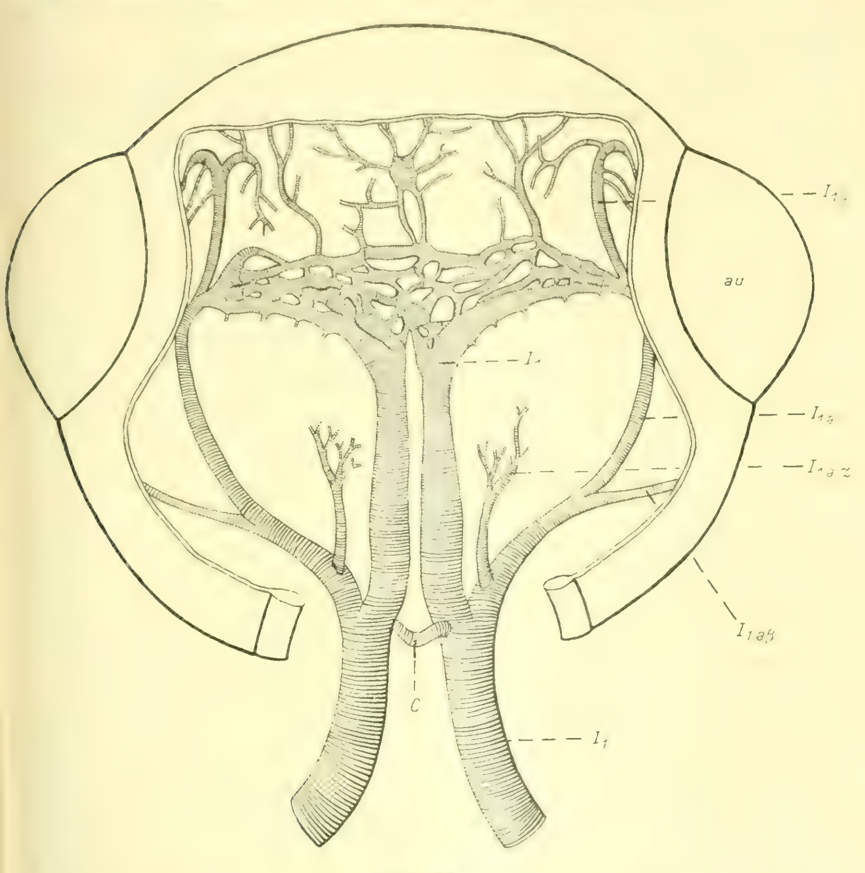


Fig. 23.

Kopf von oben geöffnet (erste Lage) Verzweigung der Trachea cephalica superior (I_1).

Wir hatten die Trachea cephalica superior (I_1) bis zu ihrem Eintritt in das Foramen occipitale verfolgt. Sie hat bis dahin die Mediane erreicht und läuft dicht neben der von der andern Seite kommenden Trachea cephalica superior her. Dabei finden sich eine Unmenge von Quercommissuren zwischen beiden Ästen. In Fig. 23 ist eine besonders auffallende (C), die mehr oder minder deutlich einen Spiral-

faden zeigt, also mehr luftsackähnliche Beschaffenheit besitzt, eingezeichnet; sie liegt ganz nahe dem Foramen occipitale und liefert ihrerseits eine große Zahl von Capillaren an ihre nächste Umgebung, vorwiegend an das Herz. Das Herz liegt hier, wie Fig. 22 zeigt direkt unter den parallel laufenden Ästen I_1.

Die Tracheen I_1 (Tracheae cephalicae superiores) halten ihren mit dem Eintritt in das Hinterhauptsloch beginnenden, geraden, der Mediane parallelen Verlauf bis zur Höhe der Augen inne. Von da ab biegen sie in einem fast rechten Winkel (Fig. 23 u. 24 I_1) nach beiden Seiten aus und laufen direkt auf die Augen zu. Von dieser Umbiegungsstelle ab und während ihres nach den Augen gerichteten Verlaufes geben

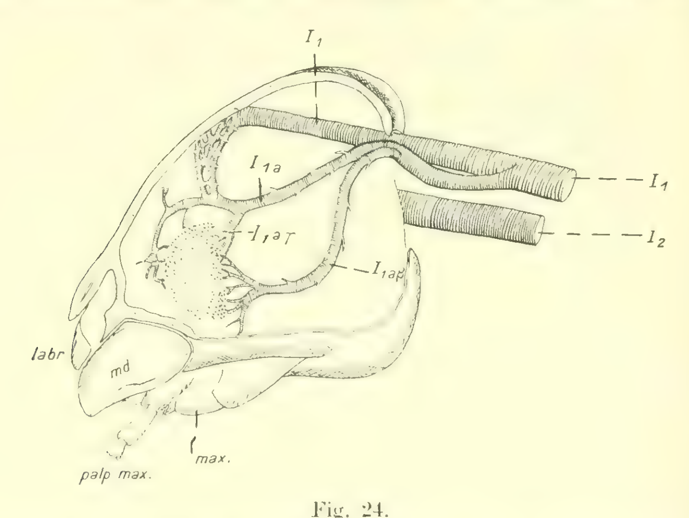


Fig. 24.

Kopf von der Seite geöffnet. Verzweigung der Trachea cephalica superior (I_1).

die Tracheae cephalicae superiores eine große Zahl von Capillaren ab, die sich namentlich in der vorderen Partie stark untereinander verflechten und verweben und so einen Verzweigungskomplex darstellen, der wie ein Polster dem Gehirn aufliegt. In diesem Komplex ist die Trachee I_1 immer zu verfolgen (Fig. 23 u. 26). (Fig. 26 stellt eine Ansicht des Verzweigungskomplexes von der Unterseite dar. Bei der Betrachtung des Verlaufes von I_2 wird die Figur eingehender beschrieben werden; ich möchte aber nicht versäumt haben, schon jetzt darauf zu verweisen.)

In der Nähe der Augen vereinigen sich die Tracheae cephalicae superiores beiderseits mit ihren Ästen I_1a (Fig. 23 u. 24), die sich dann selbst noch eine Strecke weit nach vorn wenden und nach außen und

unten umbiegend (Fig. 23) sich der vorderen Partie des Auges und dem Opticus zuwenden (Fig. 24). Ich möchte diesen Ast als Ramus ophthalmicus anterior bezeichnen. I_1a, dessen beide hauptsächlichsten Abzweigungen $I_1b\beta$ (Ramus ophthalmicus posterior) und $I_1a\gamma$ (Ramus ophthalmicus superior) und dessen eigener Ausläufer I_1a (Ramus ophthalmicus anterior) sich alle dem Auge zuwenden, kann somit den Namen einer Trachea ophthalmica rechtfertigen. Der Ramus ophthalmicus anterior I_1a gibt medianwärts noch einige kleinere Äste ab, die an dem Verzweigungskomplex der vorderen Kopfpartie beteiligt sind (Fig. 23). Dieser Verzweigungskomplex hat lange nicht die Dichte des sich über dem Gehirn ausbreitenden. Er erstreckt sich mit dem Fettkörper und einem Nervengeflecht bis in den Clypeus und in die Oberlippe hinein.

Wir hätten damit die Besprechung des Verlaufes der Äste I_1 erledigt. Bevor ich jedoch mich der Beschreibung von I_2, der Trachea cephalica inferior zuwende, möchte ich schon jetzt einige vergleichende Bemerkungen einflechten. Ich kann mich allerdings nur auf das Tracheensystem des Maikäfers beziehen, da diese Arbeit STRAUS-DÜRCKHEIMS, als die einzig ausführlichere, ein Vergleichen rechtfertigt und auch verlangt.

Daß wir auch beim Maikäfer zwei Paare Tracheae cephalicae zu verzeichnen haben, ging schon aus der vorausgegangenen Beschreibung hervor. Übrigens scheinen diese vier Kopftracheen allgemeinere Verbreitung im Insektenreich zu besitzen. Auch bei Periplaneta (MIALL und DENNY) sind sie vorhanden.

Genau wie wir es bei *Dytiscus* kennen lernten, treten auch beim Maikäfer zwei trachées céphaliques supérieures in das Foramen occipitale ein.

«Arrivée au trou occipitale, la trachée céphalique supérieure s'unit à celle du côté opposé; mais elle s'en sépare bientôt de nouveau, et contourne dans l'intérieur de la tête le muscle adducteur de la mandibule, en passant entre lui et le cerveau, pour se diriger vers l'œil, où elle se termine. Du point d'anastomose des deux troncs naît en dessus une très-forte branche impaire qui se porte en avant immédiatement sous la ligne médiane de la pièce épicranienne en fournissant plusieurs rameaux qui se répandent dans la partie supérieure du crâne, où ils forment la plupart de nombreuses vésicules» (STR.-D., p. 326). Schon diese kurze Stelle aus dem Text STRAUS-DÜRCKHEIMS bietet eine Menge Vergleichspunkte zu unserm Objekt. Bei dem

Maikäfer vereinigen sich die von beiden Seiten kommenden Tracheae cephalicae superiores in der Nähe des Foramen occipitale. Ein Analogon dieser Vereinigung, die ja bei *Dytiscus* nicht stattfindet, haben wir in der starken Querkommissur der beiden Tracheen in der Nähe des Hinterhauptsloches zu sehen (Fig. 23 C). Die trachées céphaliques supérieures trennen sich nun sofort wieder und laufen an der Grenze des muscle adducteur de la mandibule (er entspricht unserm Flexor mandibulae), also in einem nach der Mediane convexen Bogen dem Auge zu. Dieser Ast ist unsrer Trachea ophthalmica (I_1a) analog. Sie hat zwar in unserm Fall bei *Dytiscus* einen andern Verlauf und verteilt sich im Wesentlichen auf zwei Äste, aber was mir wichtig erscheint: das Verbleiben im Bereich des Musculus flexor mandibulae und die Versorgung des Auges in beiden Fällen, läßt wohl den Vergleich als berechtigt erscheinen. Was nun die beiden parallel in der Mediane des Kopfes verlaufenden Tracheen des *Dytiscus* betrifft (I_1), so haben sie ihr Analogon bei dem Maikäfer in der unpaaren Trachee, die aus der Anastomose der beiden trachées cephaliques supérieures ihren Ursprung nimmt. Schon in der Einleitung habe ich darauf hingewiesen, daß diese paarigen Tracheen I_2, des *Dytiscus* durch die zahlreichen Anastomosen im Grunde den Wert einer einzigen besitzen. Auch die eingangs erwähnten Anomalien scheinen dafür zu sprechen. Einem Vergleich der unpaaren oberen Kopftracheen des Maikäfers mit der paarigen Trachea cephalica superior des *Dytiscus* steht daher kaum ein Bedenken im Wege. Zumal wenn wir den weiteren Verlauf in beiden Fällen betrachten. Die unpaare Trachee des Maikäfers läuft genau wie unsre Trachea cephalica superior direkt unter der Medianlinie des Kopfes her, und bildet schließlich reich verzweigt eine große Anzahl von kleineren Luftsäcken (la plupart de nombreuses vésicules) in der vorderen Partie des Schädels. Dasselbe Verhalten zeigt im Grunde auch I_1 bei *Dytiscus*; nur sind hier die »nombreuses vésicules« durch die reiche Verzweigung der Trachee selbst über dem Gehirn, sowie im Clypeus und in der Oberlippe ersetzt. Alles in allem sehen wir schon bei Vergleichung der oberen Kopftrachee eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung des Tracheensystems bei dem Maikäfer und dem Gelbrand.

b. Der Ast I_2 (Trachea cephalica inferior).

Die Tracheen, welche I_1 lieferte, blieben sämtlich mehr oder minder peripher, ohne weiter in das Innere der Kopfkapsel einzudringen; ganz anders bei I_2. Die Trachea cephalica inferior (I_2) liefert fast sämtliche

Tracheen der Kopfmuskulatur und versorgt zudem alle Anhänge: die Antennen, Mandibeln, die ersten und zweiten Maxillen.

Die Trachea cephalica inferior (trachée céphalique inférieure, Str.-D., p. 327) ist der an Umfang stärkste Ast, der von dem ersten Stigma entspringt (Fig. 21 I_2). Wie schon oben erwähnt, verläuft diese Trachee wie I_1 in einer Biegung der Körpermitte zu und strebt der unteren Seite des Darmes anliegend (Fig. 22 I_2) nach dem Kopfe. Im Prothorax passiert sie dabei eine Reihe von Muskeln, die sie alle

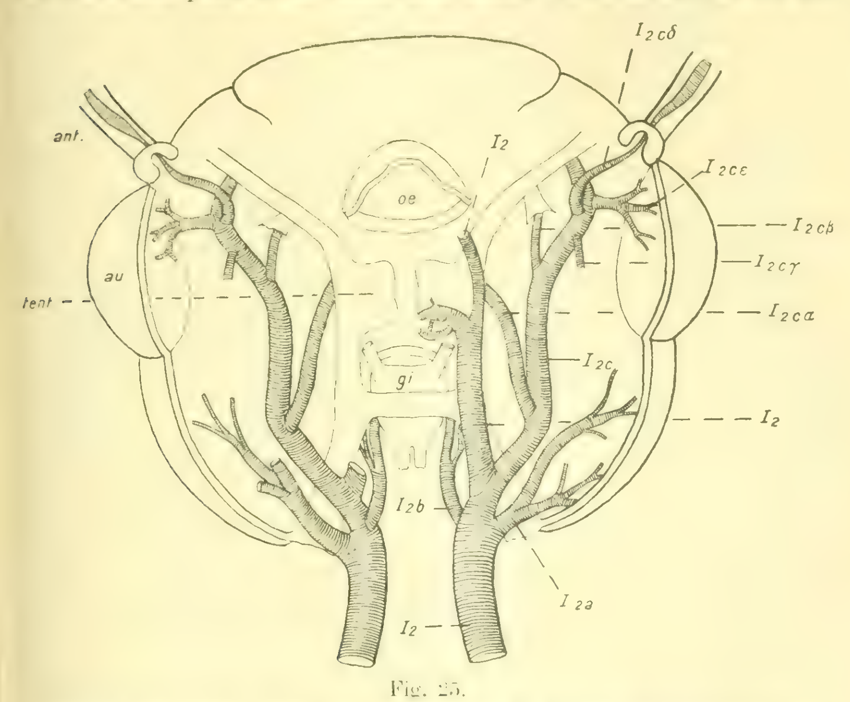


Fig. 25.

Kopf von oben geöffnet (zweite Lage). Verzweigung der Trachea cephalica inferior (I_2).

mit ihren Capillaren versorgt. Es sind das die Musculi levator prothoracis, flexor coxae prothoracis a, depressor capitis obliquus, extensor coxae prothoracis a und endlich der depressor capitis verticalis.

Kurz nach dem Passieren des Foramen occipitale gibt I_2 seitlich einen ziemlich starken Ast I_2a ab (Fig. 25), der sich seinerseits in drei Äste spaltet und den Flexor maxillae mitsamt dem darunter gelegenen Extensor mandibulae versorgt, außerdem aber noch einige Ästchen an den Flexor mandibulae abgibt.

Der zweite Ast der Trachea cephalica inferior an der Medianseite der Trachee (Fig. 25 I_2b). Er verläuft in schwach S-förmiger Biegung

unter dem Tentorium dem Unterschlundganglion zu und tritt mit drei Ästen in dasselbe ein (Fig. 28). (Fig. 28, welche die Versorgung des Unterschlundganglions durch die Tracheen darstellt, wird weiter unten bei der Beschreibung des von der Seite kommenden Astes I_2da näher besprochen werden.)

Die Trachee I_2 selbst (Fig. 25) verläuft unter dem Darm parallel der Medianlinie weiter; sie liegt dabei der Spange des Tentoriums auf. Kurz bevor sie das Gehirn erreicht gibt sie einen kräftigen Zweig, der

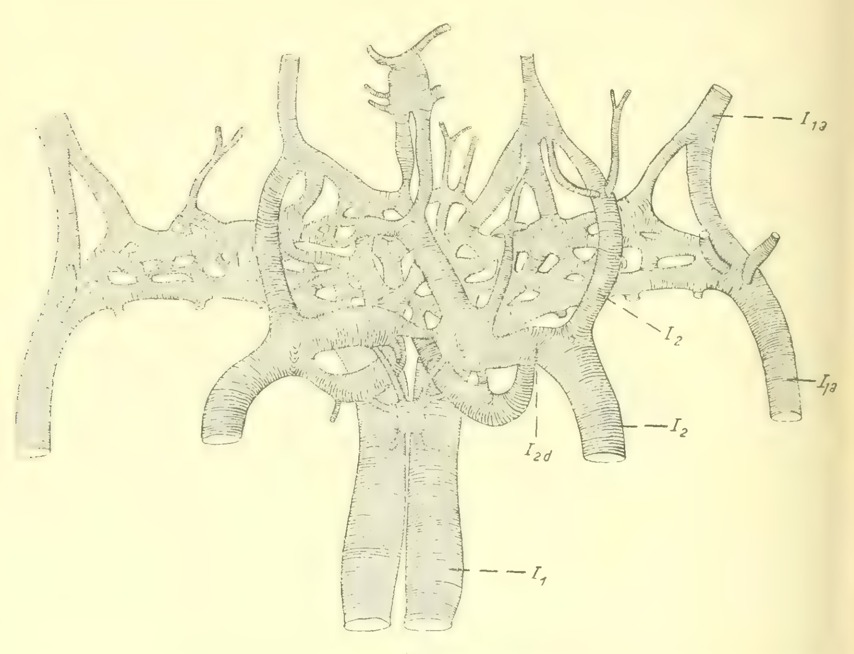


Fig. 26.

Verzweigungskomplex der Trachea cephalica superior über dem Gehirn und die Vereinigung mit der Trachea cephalica inferior von der Unterseite gesehen.

sich kurz darauf wieder in mehrere Äste spaltet, nach oben ab (Fig. 25). Nur noch eine kurze Strecke weit verläuft jetzt I_2 nach vorn bis sie das Gehirn umschlingend sich ebenfalls nach oben wendet (Fig. 25). Über dem Gehirn trifft sowohl I_2 wie I_2d mit dem großen Verzweigungskomplex, der von I_1 gebildet wird, zusammen und vereinigt sich mit diesem in äußerst komplizierter Weise. Fig. 26 stellt diese Vereinigungsstelle von der Unterseite aus gesehen dar. Es sind im ganzen sechs Äste, die an der Bildung der Verzweigung über dem Gehirn beteiligt sind. Einmal und hauptsächlich die beiden Tracheae cephalicae supe-

riores I_1, dann die beiden Tracheae cephalicae inferiores I_2 und letztlich die Seitenäste der Trachea cephalica superior: I_1a. Unter den Schlingen von I_2 in Fig. 26 ist das Gehirn durchziehend zu denken. Es würde in diesem Fall durch seine Masse den größten Teil des Verzweigungskomplexes in der Figur überdecken; denn die Figur stellt, wie schon gesagt, eine Ansicht von unten dar. Die sich weiter nach

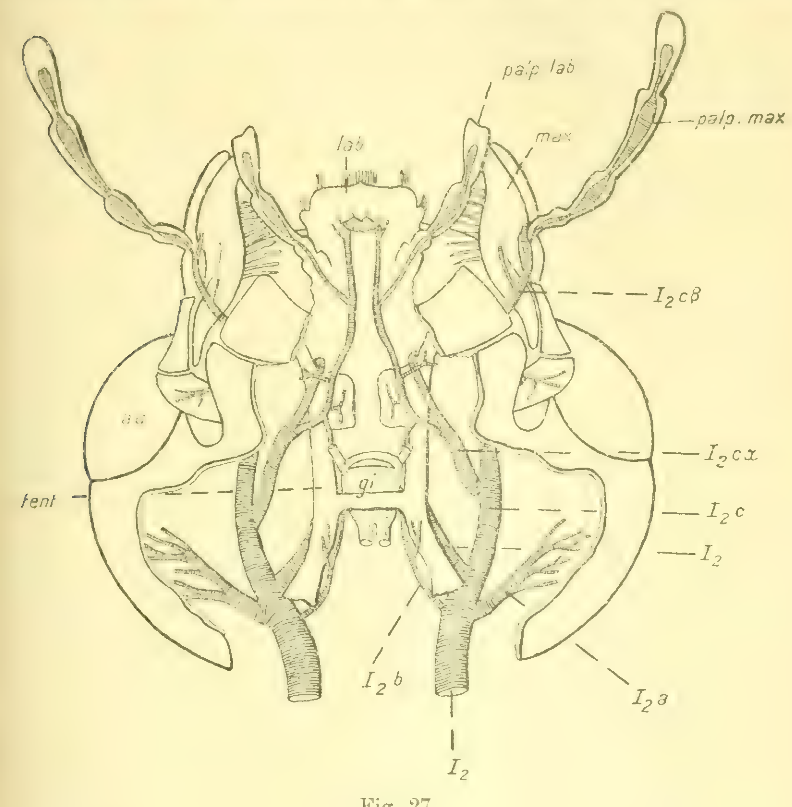


Fig. 27.
Kopf von der Unterseite geöffnet; die Tracheen der Unterlippe.

vorn erstreckenden Verzweigungen sind in der Figur nur in ihrem anfänglichen Verlauf gezeichnet.

Der dritte und letzte Ast, den I_2 abgibt, ist wohl der wichtigste im ganzen Kopf. Er liefert die Äste für die Antennen, Mandibeln, erste und zweite Maxillen. Zudem versorgen seine Zweige die gesamte, noch nicht erwähnte Kopfmuskulatur. Dieser Ast I_2c entspringt lateral von I_2, läuft zunächst eine kurze Strecke nach unten, biegt dann nach vorn um und läuft nun über den Flexoren der Maxille nach

vorn (Fig. 25 I_2c). Kurz nach der eben erwähnten Umbiegungsstelle gibt I_2c einen ersten Ast ab, I_2ca, der, wie aus Fig. 25 ersichtlich ist, unter dem Tentorium verschwindet. Seinen weiteren Verlauf lehrt Fig. 27. Es stellt diese Figur eine Ansicht des geöffneten Kopfes von der Unterseite dar. Die von dem Tentorium in der Ansicht von oben verdeckten Äste und Verzweigungen kommen so nach oben zu liegen. Wir sehen ab von den schon beschriebenen Ästen I_2, I_2a und I_2b — wenngleich bei letzterem noch ein sehr feiner Ast, der zu den unter dem Tentorium (in der Figur liegen sie über dem Tentorium) liegenden Muskeln der Unterlippe geht, noch zu erwähnen ist (I_2ba) — und wenden uns sofort der Betrachtung des weiteren Verlaufes von I_2ca zu. I_2ca spaltet sich zunächst in zwei etwa gleich starke Äste (Fig. 27). Der laterale Ast geht eine Strecke weit unter dem Tentorium her und wendet sich dann in einer scharfen Biegung um die Kante des Tentoriums nach oben zur Oberlippe, um hier mit seinen Zweigen sich an dem schon erwähnten Verzweigungskomplex in der vorderen Kopfpartie zu beteiligen. Der mediale Ast von I_2ca läuft direkt in die Unterlippe hinein und bildet im Mentum mit dem von der andern Seite kommenden Ast eine blasige Erweiterung, die mit den von Straus-Dürckheim als ‚vésicules‘ angesprochenen Organen in ihrer Gestalt Übereinstimmung zeigt. Diese beiden medialen Äste lieferten noch außerdem die Tracheen für die Unterlippentaster in der aus Figur 27 ersichtlichen Weise. Der erste Ast, den diese medialen Äste an I_2ca abgeben, entspringt wiederum medial und läuft zum Unterschlundganglion. Fig. 28 stellt das Unterschlundganglion mit den versorgenden Tracheenästen dar. Der von hinten kommende Ast I_2b spaltet sich in drei Zweige, deren zwei, der eine von oben, der andere von unten, in den Körper des Ganglions eindringen. Der von oben kommende Ast, ein Zweigprodukt des medialen Astes der Trachee I_2ca liefert zwei Stämme, deren einer auf der Unterseite in das Ganglion eindringt. Es müßte dieser Ast, genau genommen, auch in Fig. 27 verzeichnet sein; er wurde weggelassen, da er zu fein erscheint bei der in der Figur angewandten Vergrößerung. Der andre Stamm vereinigt sich mit dem von der andern Seite kommenden zu einer blasigen Erweiterung auf der Mitte des Ganglienkörpers, an deren Bildung noch die beiden sich ebenfalls vereinigenden von I_2b kommenden hinteren Äste beteiligt sind. In dem Ganglion selbst verzweigen sich die Tracheen bald in zahlreiche Capillaren, wie sich namentlich auf Schnitten deutlich zeigen läßt. Das von dem Unterschlundganglion Gesagte gilt von jedem Ganglion. Es wurde hier als besonders typischer Fall herausgegriffen.

$I_2c\beta$ der zweite Ast den I_2c liefert (Fig. 25) geht in die Maxille; kurz vor seinem Eintritt in dieselbe zweigt er einen feineren Ast ab, der in die Cardo der Maxille geht (seine Abzweigungsstelle ist in Fig. 27 durch ein Chitinstück verdeckt; doch sind die Verzweigungen in der Cardo selbst angegeben), während der Hauptteil der Trachee sich dem Stipes zuwendet (Fig. 27). Infolge der starken Chitinisierung der Maxille treten der Präparation große Hindernisse in den Weg: es war mir nicht möglich den Tracheenverlauf weiter als bis auf die ersten

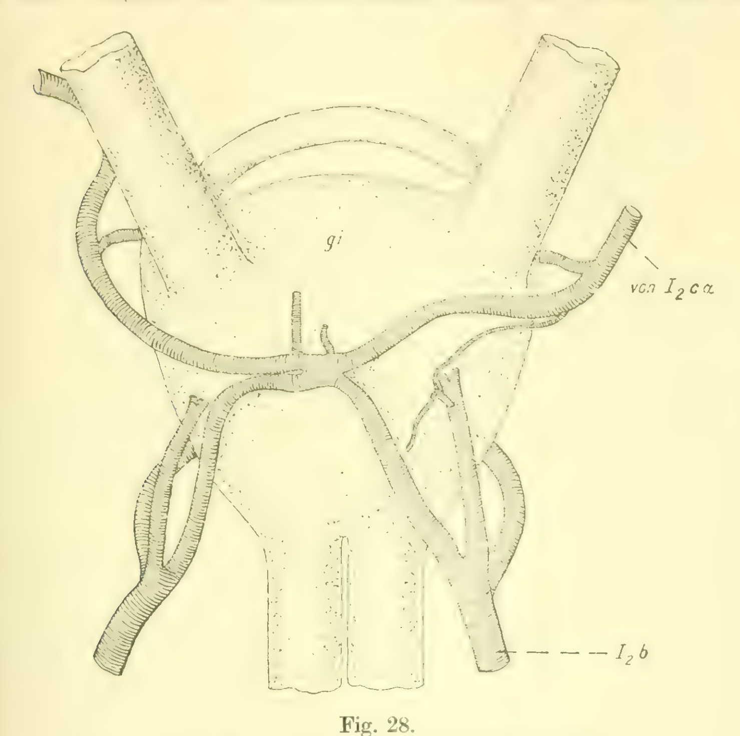


Fig. 28.

Die das Unterschlundganglion versorgenden Tracheen.

Abzweigungen zu verfolgen. Auch durchsichtige Totalpräparate geben nur wenig deutliche Bilder. Soviel ich verfolgen konnte, gibt der in die Maxille eintretende Ast drei Zweige ab. Zwei wenden sich den Kauladen zu, der dritte geht in den Palpus (Fig. 27).

$I_2c\gamma$ ein sehr dünnes Ästchen, bietet wenig besonderes. Es verläuft nach hinten und das ist das einzig bemerkenswerte und verzweigt sich in dem Extensor maxillae.

Die Antennentrachee $I_2c\delta$ entspringt auf der Oberseite von Ic_γ, kurz vor deren Eintritt in die Mandibel, und tritt sofort in die Antenne

ein. In der Antenne selbst zeigt sie ein bemerkenswertes Verhalten. In jedem Glied der Antenne ist sie blasig aufgetrieben, während jedes Gelenk durch eine Einschnürung des Tracheenrohres sich dokumentiert. Dieselbe Erscheinung beobachten wir auch bei den schon beschriebenen Tracheen in den Palpi der Maxillen und der Unterlippe.

Der letzte erwähnenswerte Ast $I_2 c\epsilon$ (Fig. 25) wendet sich der unteren Partie des Auges zu. Er bildet als Ramus ophthalmicus inferior den letzten der vier Äste, die das Auge versorgen. Die andern drei wurden bei der Besprechung des Astes I_1, der Trachea cephalica superior beschrieben.

$I_2 c$ selbst nun tritt, wie schon erwähnt, in die Mandibel ein (Fig. 25) und bildet hier mit den Nerven ein reiches Geflecht.

Auch bei der Gegenüberstellung des Verlaufes der Trachea cephalica inferior des *Dytiscus* und der entsprechenden trachée céphalique inférieure des Maikäfers lassen sich einige interessante Vergleichspunkte herausschälen. Zunächst sei hervorgehoben, daß unsere Trachee $I_2 a$, die sich in drei Ästen auf dem Musculus flexor mandibulae verzweigt, bei dem Maikäfer durch eine größere Anzahl von Tracheen ersetzt ist, die aber alle an der entsprechenden Stelle entspringen. Die Trachea cephalica inferior selbst lieferte, wie wir gesehen haben, die Zweige für Antennen, Mandibeln, Maxillen und die Unterlippe. Ebenso ist es bei dem Maikäfer. Auch die Figuren, die MIALL und DENNY von der Küchenschabe geben, bestätigen dasselbe Verhalten der unteren Kopftrachee.

Ein Analogon zu der Verbindung der unteren Kopftrachee (I_2) mit dem Verzweigungskomplex über dem Gehirn, scheint mir aus der Stelle hervorzugehen, — die ich, allerdings ganz aus dem Zusammenhang herausgerissen, anführen muß —: Enfin, le tronc lui-même (de la trachée céphalique inférieure) se relève contre la pièce épicranienne, et m'a paru former des vésicules dans la partie supérieure de la tête (STR.-D., p. 329).

c) Die Äste I_3 bis I_7.

Eine solche weitgehende Übereinstimmung bei *Dytiscus* und *Melolontha*, wie gerade im Kopf, werden wir im Thorax und Abdomen nicht mehr zu konstatieren haben. Eine Erklärung dafür liegt nicht allzuweit. Denn die verschiedenen Lebensbedingungen, vor allem das Wasserleben des *Dytiscus* hat eine weitgehende Umgestaltung der Muskulatur des Thorax bewirkt und mit ihr des Tracheensystems.

Zudem ist *Dytiscus* infolge des Wasserlebens gezwungen nur zeit-

weise zu atmen. Man könnte daher mit Recht vermuten, daß sich Speicherorgane der Luft in dem Körper des Tieres fänden. Ich möchte die Ansicht vertreten, daß wir solche Speicherorgane in den mächtigen Luftsäcken des Thorax zu sehen haben. Beim Maikäfer finden sie sich zwar auch, aber lange nicht in dieser gewaltigen Ausdehnung.

Ein Blick auf die Figuren STRAUS-DÜRCKHEIMS und auf die hier vorliegenden (30, 31) wird diese Ansicht nur bestätigen können.

Der Ast I_3 entspringt an der Unterseite der Ursprungstrachee und wendet sich in geradem Verlauf nach unten (Fig. 21). Was seinen Umfang betrifft, so kommt er etwa der Hälfte von I_2 gleich. Nach dem Passieren der Coxa des ersten Beinpaares verfolgen wir ihn weiter in den Femur, die Tibia bis in den Tarsus hinein. (Fig. 29). An den Gelenkstellen der einzelnen Abschnitte des Beines ist die Trachee immer bedeutend verengert; ein Verhalten, das bei allen Tracheen, die Gelenke passieren, zu konstatieren ist.

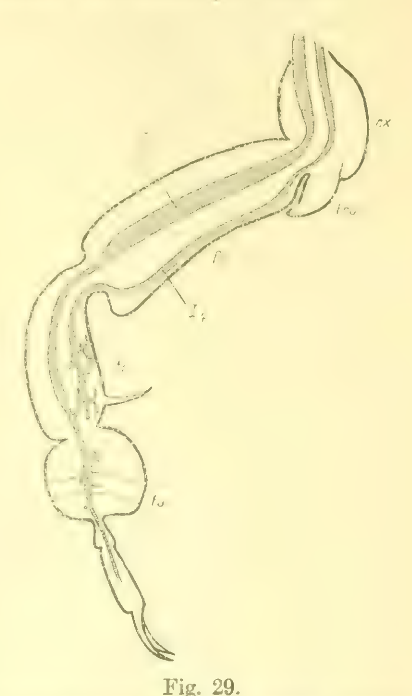


Fig. 29.
Tracheenverlauf im Vorderbein eines Männchens.

I_3 gibt kurz nachdem er das Stigma verlassen hat einen Ast I_3a ab, der kopfwärts entspringt (Fig. 21 u. 30) und in einem Bogen nach unten verlaufend sich in dem Hakenfortsatz des Prosternums verliert (Fig. 30).

Die zweite Trachee des ersten Beinpaares I_4 entspringt wie I_3 auf der Unterseite der Ursprungstrachee und läuft zunächst der Körpermitte zu, auf welchem Weg sie den Musculus depressor capitis horizontalis (*dh*) umschlingt und einen Ast I_4a an ihn abgibt (Fig. 30). Nach dem Passieren dieses Muskels wendet sie sich wieder nach außen und tritt mit I_3 in die Coxa des ersten Beinpaares ein (Fig. 29). In der Tibia verzweigt sich I_4 reich und ihre Äste versorgen die dort gelegenen Muskeln, während ihr Ende sich mit I_3 vereinigt (Fig. 29).

Diese Verhältnisse gelten im großen und ganzen für alle drei Beinpaare. In jedem sind die beiden Beintracheen zu verfolgen in der an

dem Beispiel des Vorderbeins geschilderten Weise. Ich werde mir daher die Schilderung des Tracheenverlaufs im Mittel- und Hinterbein ersparen können.

Der fünfte Ast des ersten Stigmas entspringt auf der Unterseite der Ursprungstrachee (Fig. 21 I_5). Es ist der kleinste Ast den das erste Stigma liefert. Er wendet sich direkt nach unten, tritt in die Coxa ein und versorgt die hier liegenden Muskeln.

Der sechste Ast (Fig. 21 I_6) bleibt nun nicht mehr im Bereich des Prothorax, sondern geht in den Mesothorax über. Er entspringt auf der Innenseite der Ursprungstrachee, wendet sich nach hinten und unten, passiert den M. rotator prothoracis (*rtrp*) und verzweigt sich in dem Sternum des Mesothorax ähnlich wie I_3a (Fig. 30 I_6).

Der letzte Ast endlich, den das erste Stigma abgibt (I_7, Fig. 21), hat nicht mehr die typische Tracheenstruktur: der Spiralfaden fehlt. Das Fehlen des Spiralfadens ermöglicht es dem Gebilde, so unregelmäßige Formen anzunehmen, wie es für einen Luftsack charakteristisch ist.

Den Verlauf dieses Luftsackes I_7 verfolgen wir an Hand der Fig. 30. Nachdem I_7 das Stigma verlassen hat, wendet er sich nach hinten in einem Viertelbogen; er erreicht dabei nicht die Mediane, sondern durchquert den Mesothorax zwischen dem M. mesonoti inferior einerseits und den drei in der Fig. 30 angegebenen nebeneinander liegenden Muskeln [M. flexor coxae mesothoracis a (*fcIIa*), extensor trochanteris mesothoracis c (*etrIIc*) und extensor coxae mesothoracis a (*ecIIa*)] anderseits. Im Metathorax vereinigt er sich mit dem von dem zweiten Stigma kommenden Luftsack II_1.

Aus I_7 entspringen drei nennenswerte Tracheen.

Die erste I_7a entspringt über dem M. flexor coxae prothoracis a, wendet sich nach oben und spaltet sich kurz darauf in zwei gleichstarke Zweige (Fig. 30), die sich dann bald weiter verzweigen und die Prothoracaldrüsen sowie die umliegenden Muskeln versorgen.

Die zweite Trachee I_7b entspringt in der Grenze von Meso- und Metathorax (Fig. 30 I_7b). Sie wendet sich nach vorn und versorgt den Extensor coxae mesothoracis a (*ecIIa*).

Der dritte Ast endlich, den I_7 abgibt, I_7c (Fig. 30) ist ein sehr kleiner und entspringt kurz vor der Vereinigungsstelle am I_7 mit II_1, wendet sich nach oben um sich in der aus der Fig. 30 ersichtlichen charakteristischen Weise in den Fasern des M. medianus metathoracis (*mdIII*) zu verlieren. Derselbe Muskel wird noch von fünf andern sich gleich verhaltenden Ästen gespeist (Fig. 30) letztere entspringen aber alle aus II_1, dem wir uns jetzt zuwenden.

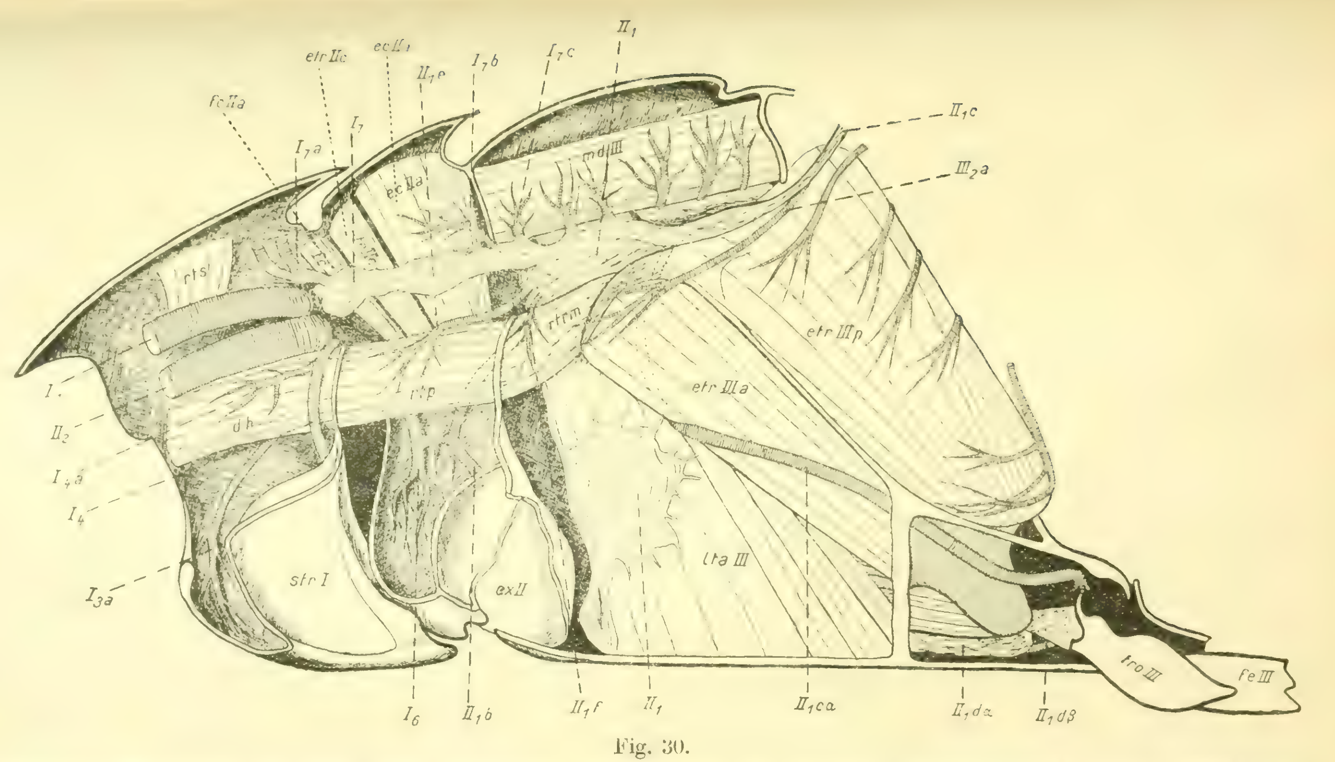


Fig. 30.

Medianer Längsschnitt durch den Thorax. (Erster Sagittalschnitt.) Zeigt die Zweige des Luftsackes (II_1), seine Verbindung (I_7) mit dem ersten Stigma; sowie die medianen Zweigprodukte der ersten Ursprungstrachee (I).

2. Die Tracheen des zweiten und dritten Stigmas.

Die Tracheen des zweiten und dritten Stigmas haben so viele und mannigfache Beziehungen zueinander, daß wir sie in einem Abschnitt behandeln.

Das zweite Stigma, das uns durch seinen eigentümlichen, von allen andern Stigmen abweichenden Bau aufgefallen war, liegt, wie wir sahen, in der Verbindungshaut von Meso- und Metathorax.

An Tracheen liefert das zweite Stigma hauptsächlich einen großen Luftsack (II_1), der sich im Metathorax mächtig ausbreitet und zugleich die Verbindung mit dem nächsten (ersten Abdominal-) Stigma herstellt. Die ganze Ausdehnung des Luftsackes II_1 ist am besten aus Fig. 31 ersichtlich.

Wir haben schon im vorigen Kapitel den Luftsack I_7 kennen gelernt. Er verbindet sich mit II_1 über dem M. lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*), eine Stelle, welche in Fig. 31 deutlich zum Ausdruck kommt. Es ist schwer, wenn nicht überhaupt unmöglich, einen solchen zwei Stigmen verbindenden Ast, dem einen oder andern Stigma mit Bestimmtheit zuzuzählen. Und wenn ich den das erste und zweite Stigma verbindenden Luftsack I_7 zu dem ersten Stigma rechne, so bin ich mir wohl bewußt, daß man ihn ebensogut als dem zweiten zugehörig betrachten kann. Bei der Larve werden wir nie in eine solche Schwierigkeit kommen. Und wir werden dort sehen, daß wir diese die einzelnen Stigmen verbindenden Stränge als das ursprüngliche Tracheensystem aufzufassen haben: sie entsprechen den beiden mächtigen Seitenlängsstämmen, die den ganzen Körper der Larve durchziehen. Und nur durch die weitere Ausbildung der Stigmen und zum Teil durch die schärfere Abgrenzung der Abschnitte des Körpers (vornehmlich im Thorax) erscheinen bei der Imago die ursprünglichen Längsstämme als Verbindungen der einzelnen Stigmen. Diese Einsicht, wollten wir aus ihr die Konsequenzen ziehen, würde uns überhaupt verbieten, diese die Stigmen verbindenden Stränge irgendeinem Stigma zuzuzählen; das wird später bei der Larve deutlich werden. Wenn wir es dennoch tun, so geschieht das nur der Übersichtlichkeit wegen. Weiter unten werde ich noch einmal die beiden den Körper des Käfers durchziehenden Längsstämme des Tracheensystems im Zusammenhang betrachten.

Ein klein wenig unterhalb der Stelle, wo I_7 sich mit II_1 verbindet, entspringt aus II_1 ein feiner Ast II_1e, der sich nach vorn wendet und den M. retractor prothoracis (*rtrp*) versorgt (Fig. 30). Unter diesem

wieder entspringt ein noch kleineres Ästchen $II_1 f$, welches sich dem direkt unter der Ursprungsstelle liegenden M. retractor mesothoracis (*rtrm*) zuwendet (Fig. 30).

$II_1 a$ (Fig. 31) entspringt unter der Vereinigungsstelle von II_1 mit I_7, also mehr lateral. (Wie denn ja auch Fig. 31 eine tiefere Lage darstellt als Fig. 30. Die median gelegenen Muskeln und Tracheen sind in Fig. 31 weggeschnitten). Der Ast $II_1 a$ wendet sich nach vorn in den Mesothorax hinein und gibt dorsal einen Ast $II_1 aa$ ab. Beide zusammen passieren den Musculus extensor coxae mesothoracis d (*ecIId*), den sie mit Capillaren speisen, verzweigen sich dann reich und ihre Enden versorgen die Muskeln Flexor coxae mesothoracis b (*fcIIb*) und Extensor trochanteris mesothoracis a und b (*etrIIa, b*) (Fig. 31).

$II_1 b$ entspringt etwa in der Mitte des die Vorderseite des Musculus lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) umschlingenden Luftsackes II_1 (Fig. 31). $II_1 b$ wendet sich in einem leicht gekrümmten Verlauf nach unten (Fig. 30), läuft hinter den Muskeln Retractor mesothoracis (*rtrm*) und Rotator prothoracis (*rtrp*) her, biegt dann wieder nach hinten um und geht in die Coxa des Mittelbeins, wo er bis in den Tarsus hinein zu verfolgen ist. An der Stelle, wo $II_1 b$ nach hinten umbiegt, geht er eine Commissur mit dem vom ersten Stigma kommenden Ast I_6 ein. Die zweite Beintrachee des Mittelbeins entspringt etwas unterhalb der ersten $II_1 b$ auch aus II_1. Sie ist in den Figuren nicht angegeben.

$II_1 c$ wiederum ein Luftsack, entspringt medial aus II_1 über dem Musculus lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*), wendet sich nach hinten, passiert den Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior (*etrIIIp*) und geht zum ersten Abdominalstigma hin (Fig. 33 u. 34). Er entspricht also I_7, insofern er das zweite und dritte Stigma verbindet.

Wir können also bis jetzt den Seitenlängsstamm der Tracheen verfolgen in den Ästen I_7 und $II_1 c$. In Fig. 33 und 34 sind $II_1 c$ und III_3 identisch. (Vgl. das oben über die Längsstämme Gesagte.)

$II_1 c$ liefert einen Ast $II_1 ca$ (Fig. 30 u. 31) der über dem Musculus lateralis metathoracis medius (*ltmIII*) aus $II_1 c$ entspringt (Fig. 31) und hinter dem Muskel extensor trochanteris metathoracis anterior (*etrIIIa*) in schwachem Bogen herlaufend ihn etwa im oberen Drittel umschlingt (Fig. 30) und nun über seine Fläche und dann über seine Sehnenplatte hinweg in die Metapophyse geht.

In dem letzten Teil des eben geschilderten Verlaufs wird er von dem Nervus ischiadicus metathoracis begleitet. In Fig. 30 endigt $II_1 ca$ plötzlich in der Metapophyse; sein Ende verbindet sich mit III_1 (Fig. 31).

der an der entsprechenden Stelle wie $II_1c\alpha$ auch eine Zersplitterung in mehrere feine Ästchen zeigt. Eben diese stellen die Kommunikation

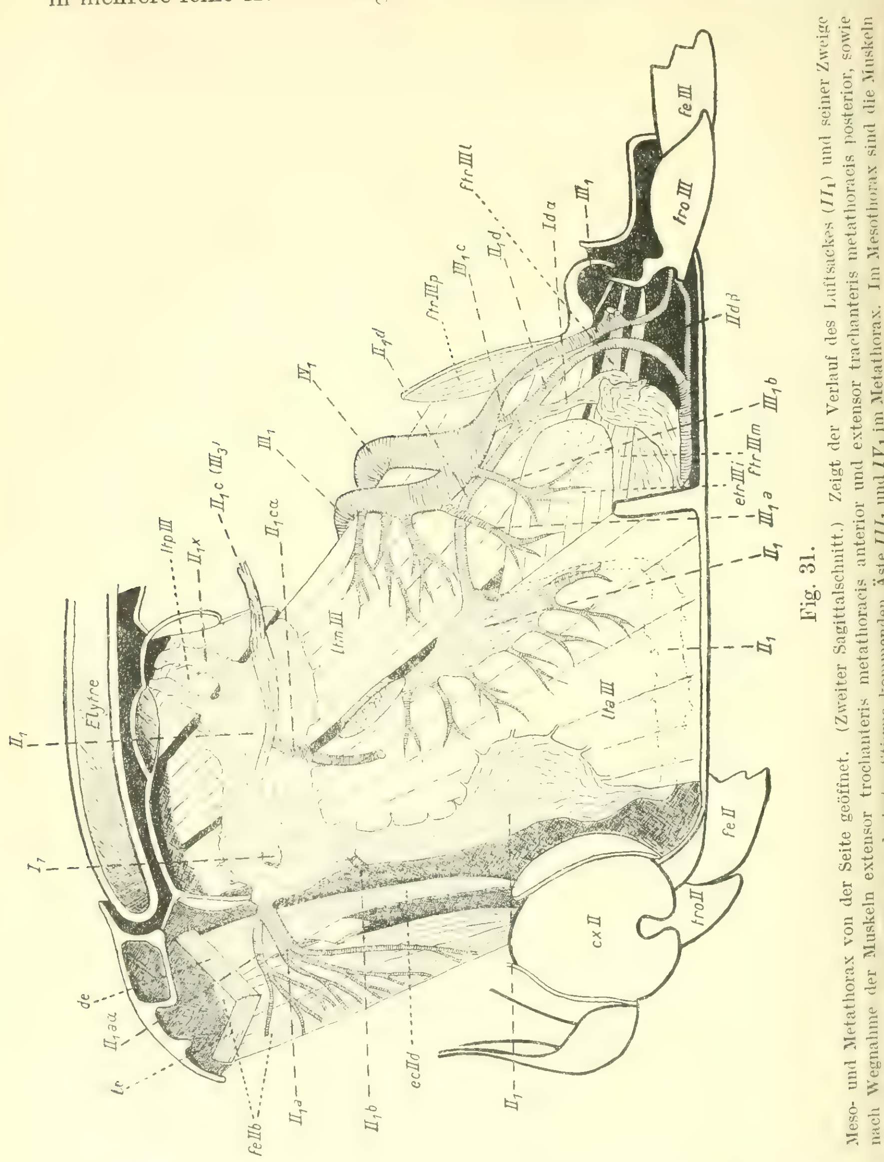


Fig. 31.

Meso- und Metathorax von der Seite geöffnet. (Zweiter Sagittalschnitt.) Zeigt der Verlauf des Luftsackes (II_1) und seiner Zweige nach Wegnahme der Muskeln extensor trochanteris metathoracis anterior und extensor trochanteris metathoracis posterior, sowie die Vereinigung der vom dritten und vierten Stigma kommenden Äste III_1 und IV_1 im Metathorax. Im Mesothorax sind die Muskeln extensor coxae mesothoracis *a*, extensores trochanteris mesothoracis *b*, *c*, *d*, *e* und der flexor coxae mesothoracis *a* weggenommen.

der beiden Äste III_1 und $II_1c\alpha$ her. $II_1c\alpha$ ist wie alle über einen Muskel herlaufenden Äste durch Capillaren fest mit den Extensor trochanteris metathoracis a verwachsen; ein Verhalten, das bei dem Abpräparieren solcher Tracheen besonders auffällt.

Nachdem wir uns jetzt über die hauptsächlichsten Zweigprodukte von II_1 orientiert haben, betrachten wir den Verlauf von II_1 selbst. Die Ursprungstrachee des zweiten Stigmas hat von innen gesehen eine schalenartige Form und geht sofort in den ausgedehnten Luftsack II_1 über. Dieser wendet sich nach innen und sein oberer Teil umschlingt die Muskeln Lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) und medius (*ltmIII*) und gibt dabei noch zwei luftsackartige Zweige von den Lateralis metathoracis posterior (*ltpIII*) ab (Fig. 31). Diese beiden Zweige sind auch in Fig. 33 und 34 in der Aufsicht zu sehen. Der hintere Luftsack verbindet sich mit der Ursprungstrachee des dritten Stigmas, wie aus Fig. 34 ersichtlich wird; er stellt also auch eine Longitudinalcommissur her (II_1x, Fig. 31 u. 34). Der untere Teil des Luftsackes II_1 umspannt zunächst die ganze vordere Partie des Musculus lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) (Fig. 31). Er dringt dann unter bedeutender Verschmälerung seines Umfanges in das untere Ende des M. lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) ein, wendet sich dann plötzlich nach oben, nimmt dabei Tracheenstruktur an und erscheint wieder als Trachee an der Stelle, wo sich die Muskeln Lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*), medius (*ltmIII*) und der Extensor trochanteris metathoracis inferior (*etrIIIi*) überschneiden. Jetzt verbreitert sich die Trachee zu einem Luftsack, der die hintere Partie des Musculus lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) umspannt und außer den Capillaren noch eine große Anzahl von Tracheen (in Fig. 31 sind sieben Äste zu sehen) an den genannten Muskel abgiebt.

Dieser die hintere Partie des Musculus lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) umspannende Teil des Luftsackes II_1 steht durch II_1d, den letzten Zweig, den wir von II_1 zu besprechen hätten, mit einem weiteren großen Luftsack in Verbindung, der die ganze Coxalfalte des Metathorax auskleidet.

II_1d verläuft von dem eben beschriebenen Luftsack ausgehend erst horizontal über den Musculus lateralis metathoracis medius (*ltmIII*) (Fig. 31) wendet sich dann schräg nach unten, etwa parallel den Fasern des Muskels und behält diese Richtung bei bis zum Eintritt in die Metapophyse. Von da an biegt sie nach vorn und läuft etwa in der Mediane des Basalteils der Metapophyse nach vorn und mündet in den sich dort ausbreitenden Luftsack II_1da. Dieser Luftsack selbst wird von einem Zweige von II_1d gebildet, der etwa in der Hälfte des eben geschilderten Weges von II_1d entspringt, sich direkt nach unten wendet und nun die Muskeln Flexor trochanteris metathoracis medius (*ftrIIIm*), Flexor trochanteris metathoracis lateralis (*ftrIIIl*) umschlingend sich

der Coxalfalte anlegt, wobei er noch den Musculus lateralis metathoracis medius (*ltmIII*) und den darunter liegenden Musculus depressor alae posterior (*eap*) umwickelt. (Für diese Verhältnisse bitte ich die Figuren von A. Bauer zu vergleichen.) Letzterwähnter Luftsack ist in der durchscheinenden Coxa des Metathorax beim lebenden Tier durch seine silberklare Färbung leicht zu sehen.

Gegenüber der Stelle, wo $II_1d\alpha$ aus II_1d entspringt, ist in Fig. 31 eine Commissur verzeichnet (III_1c), die II_1d mit III_1 verbindet. Oder wenn wir es weiter fassen wollen, das dritte Stigma mit dem zweiten.

II_1d gibt in dem Basalteil der Metapophyse einen zweiten horizontal nach hinten laufenden feinen Ast ab, der in den Trochanter des dritten Beines eindringt und die eine Trachee des Hinterbeins darstellt ($II_1d\beta$, Fig. 31). Die andre Trachee des Hinterbeins liefert das dritte Stigma (Fig. 31, III_1).

Der zweite Ast, den wir außer dem Luftsack II_1 betrachten, entspringt an der Oberseite der Ursprungstrachee *II*. Zunächst einige Worte über die Fig. 32. Wollten wir den Ast II_2 zeichnerisch in derselben Weise darstellen wie die Fig. 30 und 31, also von der rechten Seite, so resultierte eine schwer verständliche Figur, die uns eine Ansicht der Innenseite der Chitinteile des Mesothorax gäbe und zudem den Ast II_2, der die Tracheen der Elytre liefert, nur eine kleine Strecke weit verfolgen ließe. Viel einfacher gestalten sich die Verhältnisse, wenn wir die linke Körperhälfte des Käfers zur Darstellung benutzen. Die Elytre wird hochgehoben, ihr äußerer Rand, die Epipleuren nach vorn gedreht und die sie durchziehenden Tracheen werden jetzt auf der uns zugewandten Unterseite sichtbar. Wird nun noch das Episternum und Epimeron des Mesothorax (*epsII* und *epmII*, siehe Fig. 1) entfernt, so liegt die Trachee II_2 frei. Nach einem solchen Präparat wurde Fig. 33 entworfen.

II_2 wendet sich zunächst nach vorn und spaltet sich kurz darauf in drei Äste.

Der erste Ast II_2a wendet sich nach oben und tritt in vier Ästen in die Elytre ein, die sich in etwa gleichem Abstand verteilen (Fig. 32). Sie zeigen allesamt einen eigentümlichen wellenförmigen Verlauf in der Elytre.

Der zweite Ast II_2b liefert zwei Tracheen an die Elytre, die in den Epipleuren verlaufen. Sie laufen dicht untereinander her, so daß sie sich in der Figur überdecken. Der dritte Ast (II_2c) endlich spaltet sich in drei Zweige und versorgt den Musculus extensor coxae mesothoracis d (*ecIId*, Fig. 32).

Das dritte Stigma, das erste Abdominale liefert als ersten hauptsächlichsten Stamm, den mächtigen Ast III_1 (Fig. 33 u. 34), der sich schräg nach unten wendend unter dem Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior (*etrIIIp*) verschwindet und dann dem Musculus lateralis metathoracis medius (*ltmIII*) aufliegend (Fig. 31) sich mit IV_1 vereinigt.

Gerade dieser Ast III_1 und der vom vierten Stigma kommende IV_1 sind wohl die Äste im ganzen Körper des Käfers, die die meisten Zweige

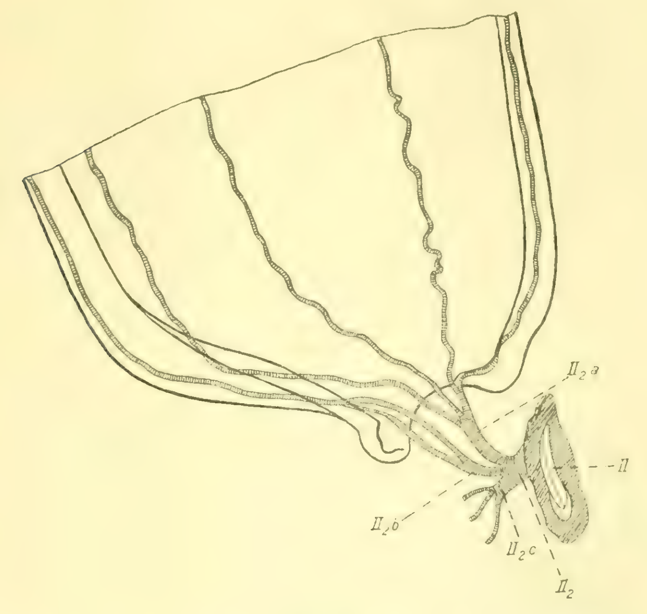


Fig. 32.

Die vom zweiten Stigma (*II*) in die Elytrae gehenden Äste. Die nähere Erläuterung der Figur siehe im Text.

abgeben. So liefern sie die Zweige, welche in Fig. 30 u. 34 auf dem Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior (*etrIIIp*) gezeichnet sind und geben noch viele Zweige an den Lateralis metathoracis medius (*ltmIII*) ab (Fig. 31). Sie alle zu benennen, geschweige denn zu zeichnen, würde eine Menge Figuren und viel Worte benötigen, die nur dazu geeignet wären den Überblick über das Ganze zu verschleiern. Auf jeden Fall sind diese beiden Tracheen ein sehr gutes Demonstrationsobjekt für die mannigfachen Verzweigungsmöglichkeiten der Tracheen.

Nach dem III_1 sich mit IV_1 über dem Musculus lateralis meta-

thoracis medius (*ltmIII*) vereinigt hat, läuft die Trachee als III_1 über dem Musculus flexor trochanteris metathoracis posterior (*ftrIIIp*), an den sie viele kleine Zweige abgibt, nach unten und tritt, nachdem sie sich in der oben geschilderten Weise mit $II_1c\alpha$ vereinigt hat, in den Trochanter des Hinterbeins ein, als zweite Beintrachee.

Kurz vor und kurz nach der Vereinigung mit IV_1 gibt III_1 je einen Ast ab (III_1a und III_1b, Fig. 32), welche beide nach unten über II_1d weglaufend den Extensor trochanteris metathoracis inferior versorgen.

Der Ast III_1c, der eine Commissur mit II_1d herstellt, wurde schon bei der Besprechung des letzteren erwähnt.

Der zweite Ast des dritten Stigmas, ein Luftsack (Fig. 33, 34 III_2) stellt uns den ersten typischen Quer- oder Transversalstamm des Tracheensystems dar. Er verläuft quer durch den Körper parallel der Basis des Musculus lateralis metathoracis posterior (*ltpIII*) und des medianus metathoracis (*mdIII*), biegt dann plötzlich nach vorn um und vereinigt sich im Metathorax mit dem von der andern Seite kommenden entsprechenden Ast. Dieser sowie alle andern Querstämme des Abdomens geben die Capillaren an das in der Mediane dorsal laufende Herz ab.

III_2 gibt einen Ast III_2a nach vorn ab (Fig. 33 u. 34), der über die Medianseite der Muskeln Extensor trochanteris metathoracis posterior (*etrIIIp*) und Extensor trochanteris metathoracis anterior (*etrIIIa*) hinläuft (Fig. 30). Seine Enden versorgen die obere Partie des Extensor trochanteris metathoracis anterior (*etrIIIa*) (Fig. 30).

Der dritte Ast, der aus dem dritten Stigma seinen Ursprung nimmt (III_3, Fig. 33 u. 34), ist ebenfalls ein Luftsack, verläuft zunächst transversal und biegt zwischen der Basis des Musculus medianus metathoracis (*mdIII*) und lateralis metathoracis posterior (*ltpIII*) in den Metathorax ein und wird hier identisch mit II_1c. Er wurde schon oben als Längsstamm des Tracheensystems besprochen.

III_3 gibt etwa im letzten Drittel seines transversal gerichteten Verlaufs einen Ast III_3a ab, der sich gerade, parallel der Mediane, nach hinten wendet. Im dritten Segment des Abdomens tritt er an den Kaumagen heran und verzweigt sich auf diesem in einer charakteristischen Weise, wie es in Fig. 34 dargestellt ist. Der Ast III_3a der rechten Seite tritt gewöhnlich von oben an den Kaumagen heran, der der linken von unten. Schließlich hätten wir noch zwei Luftsäcke zu besprechen, die vom dritten Stigma ausgehen (Fig. 33 III_5 und III_6).

Der laterale Luftsack III_5 läuft über dem Musculus depressor

alae posterior her nach vorn und gibt die Tracheen für die häutigen Flügel ab (Fig. 33, 34).

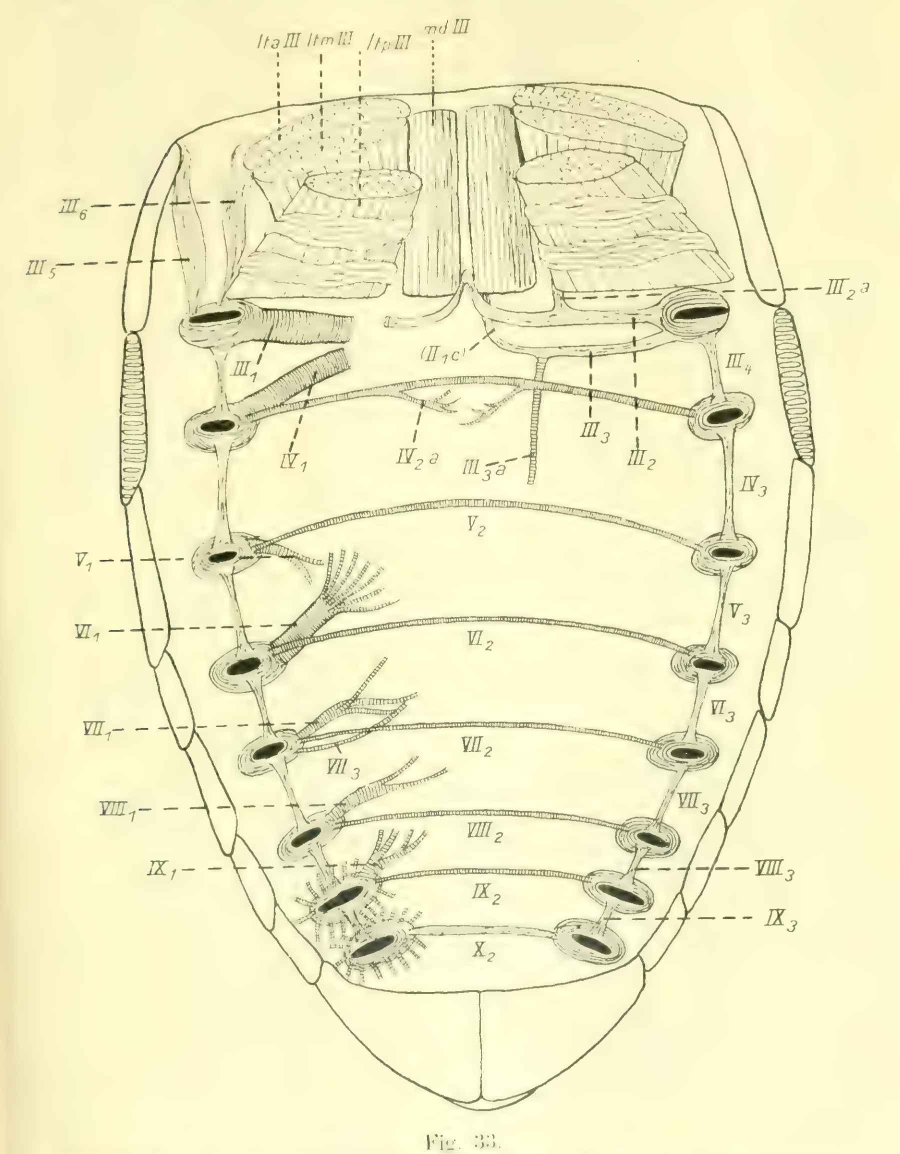


Fig. 33.

Übersichtsfigur für den Tracheenverlauf im Abdomen und Metathorax; die Rückendecke ist entfernt.

Der mediale Ast III_6 läuft von der Ursprungstrachee ausgehend nach vorn und vereinigt sich mit II_1 auf der Lateralseite des Musculus

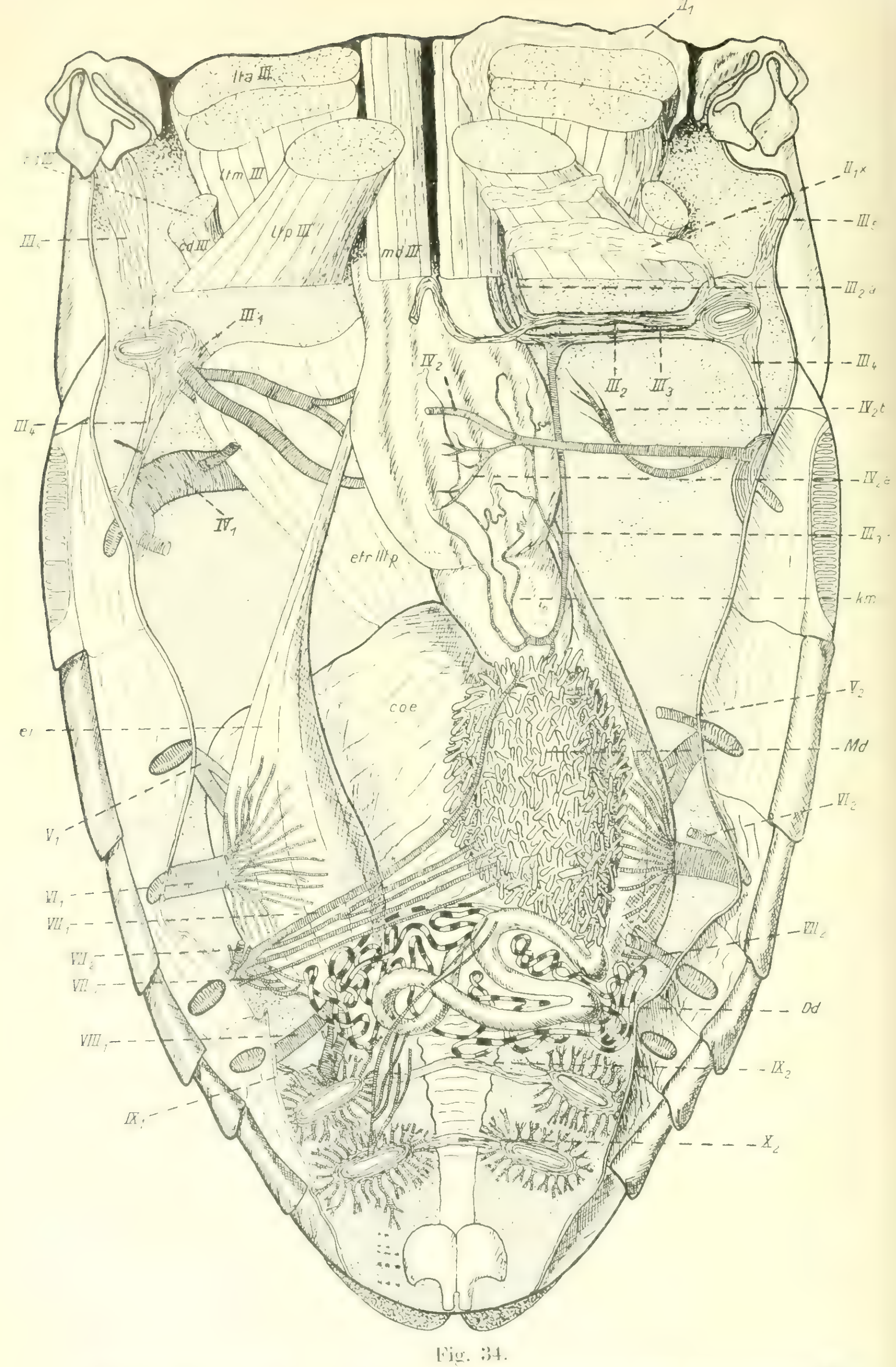


Fig. 34.

Metathorax und Abdomen nach Entfernung der Rückendecke in wenig schematisierter Weise. *coe.* Coecum; *ei.* Eiröhre; *end.* Enddarm; *km.* Kaumagen.

lateralis metathoracis anterior (*ltaIII*) (Fig. 33). Er stellt also quasi einen zweiten Längsstamm dar; aber lange nicht so ausgeprägt wie $II_{1}c$ (III_{3}).

Wir hätten hiermit die hauptsächlichen Tracheen des zweiten und dritten Stigmas erledigt und müßten uns nun analog wie wir es bei der Betrachtung der Tracheen des ersten Stigmas getan haben nach Vergleichspunkten mit dem Tracheensystem des Maikäfers umsehen. Wie schon oben betont wurde, sind im Thorax wohl kaum derartig weitgehende Übereinstimmungen zu finden, wie wir sie im Kopf feststellen konnten. Ich möchte das vor allem auf die verschiedene Ausgestaltung des Muskelsystems, die selbst wiederum durch die verschiedene Lebensweise bedingt wird, zurückführen. Die gewaltigen Luftsackkomplexe im Thorax (sowie im Abdomen) des *Dytiscus* fasse ich, wie gesagt, als Speicherorgane der Luft auf. Beim Maikäfer finden sich ja auch »vésicules«, aber sie bilden unter sich keine Einheit, sondern stellen im Grunde zahlreiche kleine Zweige einer Haupttrachee dar, die blasig aufgetrieben sind.

Was beiden Käfern gemeinsam ist, das ist der Längsstamm, den wir im Thorax des *Dytiscus* immer wieder hervorheben mußten. Straus-Dürckheim nennt ihn beim Maikäfer Trachée de communication longitudinale oder kurz trachée longitudinale. Denselben Längsstamm werden wir bei beiden Käfern bis zum letzten Stigma gleichermaßen verfolgen können.

3. Die Tracheen der übrigen Abdominalstigmen (IV—X).

»Les trachées (des derniers stigmates abdominaux) étant la plupart flottantes, il nous aurait été impossible de les décrire, quand même nous eussions accompagné leurs descriptions de nombreuses figures, et comme elles n'offrent aucune particularité intéressante, nous n'avons représenté que les troncs principaux» (Str.-D., p. 340).

Diese Stelle aus Straus-Dürckheim, Einleitung zum vierten Kapitel seiner Darstellung des Tracheensystems des Maikäfers möchte ich auch meiner Beschreibung der Abdominalstigmen als Einführung vorausschicken. Es tritt auch hier die Darstellung des Tracheensystems im Abdomen zurück im Vergleich zum Thorax und Kopf. Es hat das darin seinen Grund und seine Berechtigung, daß eben das Abdomen wenig Besonderes bietet in bezug auf das Tracheensystem und daß zu einer eingehenderen Beschreibung eine Unmenge von Figuren nötig wären, ein Umstand, den ich in der Einleitung schon hervorgehoben habe und auch Straus-Dürckheim in der zitierten Stelle deutlich werden läßt

Aus den Ursprungstracheen der Abdominalstigmen entspringen je zwei Longitudinalstämme mit Ausnahme des letzten Stigmas, welches nur einen Longitudinalast an das vorletzte Stigma abgibt (IX_3). Die Longitudinalstämme im Abdomen sind in den Fig. 33 und 34 sämtlich mit dem Index 3 bezeichnet (IV_3—IX_3). Sie zeigen allesamt ohne Ausnahme den Charakter von Luftsäcken, besitzen somit keinen Spiralfaden.

Die Transversalstämme, deren ersten (III_2) wir schon bei der Besprechung des dritten Stigmas (des ersten abdominalen) kennen lernten, zeigen etwa das gleiche Verhalten wie dieser. Sie sind in den Figuren (33 u. 34) alle mit dem Index 2 bezeichnet (III_2—X_2). Diese Transversalstämme anastomosieren mit den entsprechenden Ästen der Gegenseite in der Körpermediane. Sie geben in der Hauptsache Capillaren ab an das Herz, den Fettkörper und die Hypodermis der Rückendecke. Bei dem Stamm IV_2 sind zwei solche, das Herz versorgender Äste (IV_2a) angegeben (Fig. 33 u. 34). Fast alle Transversalstämme zeigen die Eigentümlichkeit in der Mediane des Körpers soweit vorzuprallen, daß sie hier nicht mehr in dem Segment liegen, aus dem sie entsprangen, sondern in das vorhergehende vorrücken; eine Eigentümlichkeit, die wir auch bei der Larve an den Transversal- oder Querstämmen feststellen können.

Der vorletzte und letzte Transversalstamm ist luftsackartig (IX_2, X_2) zu nennen; er weicht darin von allen andern ab; der letzte (X_2) rückt in das neunte Segment vor.

Das vierte Stigma liefert eine mächtige Trachee IV_1, die neben III_1 herlaufend sich mit ihr über dem Musculus lateralis metathoracis medius (*ltmIII*) vereinigt (Fig. 31). Sie wurde schon besprochen.

Das fünfte Stigma oder das dritte Abdominale gibt außer kleineren unwesentlichen Tracheen einen großen Ast V_1 ab (Fig. 33 u. 34), der sich bald in zwei Zweige spaltet, die sich über dem Cöcum verzweigen.

Das sechste Stigma liefert einen kurzen sehr starken Ast (VI_1), der sich p l ö t z l i c h in eine Unzahl feiner Capillaren verzweigt, die alle in die Geschlechtsdrüse eindringen. Auch dieser Verzweigungsmodus ist ein sehr auffallender und zeichnerisch kaum darzustellen. Das siebente Stigma liefert außer dem schon besprochenen Quer- und Längsstamm zwei Äste, die von Belang sind.

VII_1, ein Ast, der sich in drei Zweige spaltet, die sämtlich an den Chylusdarm gehen und sich zwischen dessen Blindsäcken durchwindend in ihm verschwinden.

Der zweite Ast VII_3 ist feiner als VII_1 und verläuft wie jener

über die Eiröhre hinweg nach dem Chylusdarm. Er gibt außerdem noch eine große Zahl von Capillaren an die Eiröhre ab.

Das folgende achte Stigma liefert einen großen Ast, der sich in den Schlingen des Enddarms verzweigt. Dieses und die beiden letzten Stigmen liefern die zahlreichen Tracheen, welche auch die Malpighischen Schläuche versorgen.

Die beiden letzten Stigmen *IX* und *X* sind dadurch besonders auffallend, daß aus der Ursprungstrachee ein geradezu sich verfilzendes Geflecht von Tracheencapillaren seinen Ursprung nimmt. Diese Capillaren versorgen die nächste Umgebung des Stigmas und bilden demzufolge nur einen kleinen Kreis, der das Stigma umgibt. In den Fig. 33 und 34 kann nur von einer Andeutung dieser Verhältnisse die Rede sein.

Die beiden letzten Stigmen liefern hauptsächlich die Tracheen an den Geschlechtsapparat. Da die genauere Bearbeitung der Geschlechtsorgane noch nicht vorlag, konnte ich nicht auf den Tracheenverlauf dieses Organsystems eingehen[1].

Was mir immer bei diesen letzten Stigmen besonders auffiel, ist die enorm große Zahl von Tracheen, die aus der Ursprungstrachee entspringen. Gerade die Ursprungstrachee ist bei diesen Stigmen nach Wegnahme der Rückendecke mitsamt den Chitinteilen der Stigmen sehr gut zu beobachten. Entfernt man die zusammenfallenden Ränder des Gebildes ein wenig, so sieht man in das eiförmige Lumen der Ursprungstrachee hinein, deren Wandung übersät erscheint von kleinen und größeren Löchern, den Lumina der abgehenden Tracheen. In Fig. 34 ist von dem letzten Stigma ausgehend noch eine Trachee verzeichnet, X_1, die sich in sechs Äste spaltend an den Enddarm und die Malpighischen Schläuche geht (Fig. 34 X_1).

Wollen wir nun auch noch diese Verhältnisse im Abdomen mit denen des Maikäfers vergleichen, so ist das Gemeinsame, wie wir schon erwähnt haben, in den Längs- und Querstämmen zu sehen. Doch zeigen sich hier schon Verschiedenheiten. «Le dernier stigmate abdominal fournit, comme les autres, quatre trachées longitudinales; les antérieures se rendent au pénultième stigmate, et les deux autres se prolongent en arrière dans le huitième segment, où elles s'anastomosent entre elles» (Str.-D., p. 341).

[1] Die Bearbeitung der Geschlechtsorgane wurde zwar rechtzeitig in Angriff genommen, mußte aber leider aus äußeren Gründen abgebrochen werden. Sie wurde dann später wieder aufgenommen und wird von Herrn K. Demandt veröffentlicht werden (Korschelt).

Bei *Dytiscus* ist der die einzelnen Stigmen verbindende Stamm einheitlich und nicht in zwei Äste geteilt, sowie es Straus-Dürckheim vom Maikäfer beschreibt. Zudem geht bei *Dytiscus* vom letzten Stigma nur ein Längsstamm aus, der sich mit dem vorangehenden Stigma vereinigt. Während bei *Dytiscus* die Ursprungstrachee die Querstämme und die die Eingeweide versorgenden Äste liefert, gehen diese beim Maikäfer von den Longitudinalstämmen aus.

«Chaque trachée longitudinale produit de huit à dix branches flottantes plus ou moins fortes, lesquelles se portent dans l'intérieur de l'abdomen, pour se distribuer indistinctement aux viscères qui se trouvent placés vis-à-vis.»

«Les six trachées longitudinales suivantes fournissent également chacune une branche semblable, appliqué de même sur l'arceau inférieur correspondant; mais bientôt ces branches se recourbent vers la partie postérieure du cinquième arceau, où elles s'anastomosent toutes entre elles sur la ligne médiane du ventre, où viennent aussi se réunir les branches correspondantes du côté opposé, avec lesquelles elles communiquent. Par cette anastomose commune de six paires de trachées, ils s'établit une troisième série de trachées longitudinales entre les stigmates des deux côtés latéraux de l'abdomen; et je nomme de là ces branches les Tracheés de communication transversale.» (Str.-D., p. 341).

Beim Maikäfer laufen demnach die Transversalstämme ventral von beiden Seiten nach einem Segment (dem fünften) hin, verringern sich hier alle und es kommt so die Anastomose zu stande. Bei *Dytiscus* konnte ich ein ähnliches Verhalten nicht feststellen. Die ventral verlaufenden Äste versorgen die Hypodermis und den Fettkörper, gehen aber keine Anastomose ein.

Um nun abschließend noch einmal die wesentlichen Punkte des Ganzen hervorzuheben, so wurde gezeigt, daß den ganzen Körper des Käfers zwei seitliche Längsstämme durchziehen. Diese Längsstämme wurden repräsentiert durch die paarigen Äste I_7, II_1c (III_3), IV_3 bis IX_3. Als Fortsetzung in den Kopf hinein können wir die Tracheen I_1 und I_2 betrachten. Dazu kommen die Querstämme, die im Abdomen besonders deutlich wurden (III_2—X_2), im Thorax durch die capillaren Querbrücken zwischen den dicht nebeneinander in der Mediane herlaufenden Luftsäcken II_1 und als ersten Querstamm könnten wir wohl die Commissur C an der Grenze von Prothorax und Kopf ansehen.

Die Längs- und die Querstämme sind das allgemeine Charakteristikum des Tracheensystems. Und im ganzen Insektenreich finden wir sie wieder. Straus-Dürckheim drückt das mit den Worten aus:

«Il (le système trachéen) paraît suivre une marche déterminée, sa forme étant assez constante dans la même famille; dans les unes il naît de chaque trachée d'origine depuis une jusqu'à quatre ou cinq branches ordinairement très-fortes, lesquelles se portent sur les stigmates voisins du même côté, pour établir des communications entre tous; et je les désigne pour cela sous le nom de Trachées de communication longitudinales ou simplement Trachées longitudinales. D'autres branches partant plus ou moins directement des trachées d'origine, s'anastomosent avec leurs correspondantes du côté opposé, pour établir des communications entre les deux moitiés symmétriques du corps, et je les appelle pour cette raison Trachées de communication transversales, ou bien Trachées transversales. De cette disposition il résulte que l'air qui pénètre par l'un des stigmates, se distribue facilement dans tout le corps» (p. 306).

Zum Schluß möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Korschelt, für die Anregung zu dieser Arbeit und das stete, fördernde Interesse, das er ihr entgegenbrachte, meinen herzlichen Dank aussprechen. Herrn Prof. Meisenheimer bin ich durch die freundwillige Unterstützung und die vielen Ratschläge, die er mir zu teil werden ließ, zu großem Danke verpflichtet. Ebenso muß ich auch Herrn Dr. Tönniges noch vielmals danken.

Frankfurt (Main), Juni 1911.

Literaturverzeichnis.

W. Alt, Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft 1909.
Über den Bau der Stigmen von Dytiscus marginalis. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

A. Berlese, Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll' uomo. Volume primo Milano. 1909.

A. de Bormans und H. Kraus, Forficulidae und Hemimeridae. »Das Tierreich«. 11. Lief. Berlin. 1900.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.

L. Dufour, Recherches anotomiques.

B. Grassi, Anatomie comparée des Thysanures et considérations générales sur l'organisation des Insectes. Arch. de Biologie. Turin 1889.

K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.

G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. 1901.

H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1892.

O. Krancher, Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.

Th. Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. Paris 1838.

H. Landois, Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. 1867.

Landois u. W. Thelen, Der Tracheenverschluß bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. 1867.

Lyonet, Traité anatomique de la chenille qui ronge les bois du saule. La Haye. 1762.

Miall and Denny, The cockroach. London 1886.

W. A. Nagel, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn. Bibl. Zool. Bd. XVIII. 1894.

Jg. Ch. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Eleutherata. I. Bd. Kjöbenhavn 1840.

D. Sharp, Insects Part I in The Cambridge Natural History edited by S. F. Harmer and A. E. Shipley. Volume V. London 1901.

W. Sörensen, Sur la faculté des Condylopodes de fermer et d'ouvrir spontanément leurs trachées. Entomologisk Tidskrift. Åttånde Årgången. Stockholm 1887.

— Foreloebig Meddelelse om Spriaclerne hos Insecterne i Almindelighed og hos Scarabaeerne in Saerdeles hed. Kjöbenhavn 1895.

H. Straus-Dürckheim, Condidérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris (hanneton), donnée comme par exemple de l'organisation des coléoptères. Paris 1828.

K. Verhoeff, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden. Arch. f. Naturgesch. 61. Jahrg. I. Bd. 1895.

— Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten. Nova Acta Leop.-Car. Bd. LXXXI. 1903.

— Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Embiiden. Nova Acta Leop.-Car. Bd. LXXXII. 1904.

Erklärung der Abkürzungen in den Figuren.

ant, Antenne;
au, Auge;
c, Coxa;
d, Darm;
epmII, Epimeron des Mesothorax;
epsII, Episternum des Mesothorax;
epsIII, Episternum des Metathorax;
f, Falte in der Stigmengrube;
fe, Femur;
fp, Fixpunkt;
ft, Fettkörper;
gfI, Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax;
gfII, Gelenkhaut zwischen Meso- und Metathorax;
gi, Ganglion infraoesophageale (Unterschlundganglion);
h, Herz;

hy, Hypodermis;
irm, Insertion des Verschlußmuskels;
l Vordere Leiste am Verschlußapparat des ersten thoracalen Stigmas;
l_1, Hintere Leiste am Verschlußapparat des ersten thoracalen Stigmas;
lab, Unterlippe;
labr, Oberlippe;
max, Maxille;
md, Mandibel;
n, Nerv;
oe, Oesophagus;
p, Peritrema;
palp lab, Palpus labialis;
palp max, Palpus maxillaris;
r, Rand des Peritrems;
sk, Sinneskegel;
sp, Chitinspange am Verschlußapparat des 2. thoracalen Stigmas;
stg, Stigmengrube;
str, Sternum;
ta, Tarsus;
tent, Tentorium;
ti, Tibia;
tr, Trachee;
tro, Trochanter;
uvm, Ursprung des Verschlußmuskels;
vb, Verschlußband;
vbl, Verschlußbügel;
vh, Verschlußhebel;
vk, Verschlußkegel;
vm, Verschlußmuskel;
w, Äußere Chitinwand des ersten thoracalen Stigmas.

Erklärung der Abkürzungen der Muskulatur von Dytiscus marginalis (nach A. Bauer).

cd III, Musculus coxo-dorsalis metathoracis;
d e, Musculus depressor elytrae;
d h, Musculus depressor capitis horizontalis;
e c II a, d, Musculi extensores coxae mesothoracis a, d;
etr II c, Musculus extensor trochanteris mesothoracis c;
etr III a, Musculus extensor trochanteris metathoracis anterior;
etr III i, Musculus extensor trochanteris metathoracis inferior;
etr III p, Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior;
fc II a, b, Musculi flexores coxae mesothoracis a, b;
ftr III l, Musculus flexor trochanteris metathoracis lateralis;
ftr III m, Musculus flexor trochanteris metathoracis medius;
ftr III p, Musculus flexor trochanteris metathoracis posterior;
le, Musculus levator elytrae;
lta III, Musculus lateralis metathoracis anterior;
ltm III, Musculus lateralis metathoracis medius;
ltp III, Musculus lateralis metathoracis posterior;
md III, Musculus medianus metathoracis;
rtr m, Musculus retractor mesothoracis;
rtr p, Musculus retractor prothoracis;
rt s, Musculus rotator capitis superior.

Über das Respirationssystem der Larve von Dytiscus marginalis L.

Von

Willy Alt.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 16 Figuren im Text.

Einleitung.

Zu gleicher Zeit, als ich mit der Bearbeitung des Tracheensystems von *Dytiscus marginalis* L. beschäftigt war, wurde im Zool. Institut der Universität Marburg auch über die Larve von *Dytiscus* gearbeitet. Ich hatte damals schon flüchtig einige Skizzen des Tracheensystems im Kopf der Larve entworfen, da mir sofort die Übereinstimmung mit dem Käfer aufgefallen war. Ich nahm später diese Untersuchungen wieder auf und habe die Resultate im Folgenden niedergelegt. Es wird in vorliegender Arbeit das ganze Tracheensystem der Larve berücksichtigt werden; allerdings genauer nur die Verhältnisse im Kopf, die mich ja auch durch ihre Ähnlichkeit mit dem Tracheensystem im Kopf der Imago zu dieser Untersuchung anregten. Nur der Geschlossenheit halber wurde auch auf den Tracheenverlauf im übrigen Körper der Larve eingegangen. Von dem Tracheensystem kam ich auf die Stigmen, die in dem ersten Abschnitt dieser Untersuchung beschrieben werden; so daß eine vollständige Bearbeitung des Respirationssystems der Larve von *Dytiscus marginalis* L. vorliegt.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen wurden im Herbst des Jahres 1910 angestellt, zu einer Zeit, da lebendes Larvenmaterial nicht mehr zu beschaffen ist.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn H. Rungius, welcher den Darmkanal von *Dytiscus* bearbeitete und mir sein reichhaltiges konserviertes Larvenmaterial bereitwilligst zur Verfügung stellte, wodurch er mir diese Untersuchung ermöglichte, meinen Dank aussprechen.

Was die Methode anlangt, so wird bei den Stigmen an geeigneten Stellen auf Besonderheiten der Präparationsart hingewiesen werden. Im großen und ganzen ist die Methode hier dieselbe wie wir sie bei der Imago kennen lernten.

Den Tracheenverlauf habe ich am gefärbten oder ungefärbten Totalpräparat in Kanadabalsam oder Nelkenöl feststellen können. Allerdings wurden dabei nur Larven des ersten und zweiten Stadiums benutzt. Die schon sehr großen Larven des dritten Stadiums eignen sich weniger zu Totalpräparaten, jedoch ist es durchaus nicht unmöglich auch von ihnen solche anzufertigen.

Mit Ausnahme der Fig. 11, die aus dem Mikroskop (stückweise) gezeichnet wurde, sind alle andern Figuren, die sich auf das Tracheensystem beziehen, mit der Lupe entworfen.

Vorliegende Untersuchung gliedert sich in zwei Teile, deren erster die Verteilung der Stigmen am Körper der Larve sowie ihren Bau behandelt, der zweite das Tracheensystem beschreibt.

A. Die Stigmen der Larve.

Nach der zweiten Häutung, dem sogenannten dritten Stadium, sind bei der Larve von *Dytiscus marginalis* alle Stigmen ausgebildet. Dieses Stadium sei daher zur Beschreibung ausgewählt.

Die Zahl der Stigmen ist beiderseits zehn. (Es sind also bei der Larve wie bei dem Käfer zehn Stigmenpaare vorhanden.) Davon liegen acht Paare am Abdomen und zwei Paare am Thorax.

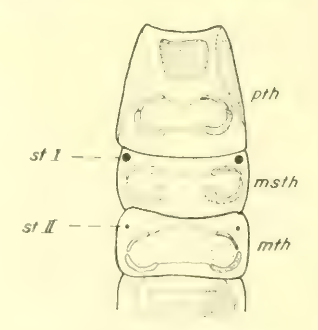


Fig. 1 *a*.

Thorax der Larve von der Unterseite. Lage des prothoracalen Stigmas und der mesothoracalen Stigmenanlage. Die Beine sind weggelassen. (Mit Benutzung einer Figur von BERLESE.)

Das erste thoracale Stigma liegt im Mesothorax und ist durch seine starke braune Färbung leicht vor den Rollhügeln der Beine liegend zu erkennen (Fig. 1 *a stI*).

Das zweite thoracale Stigma ist im Metathorax gelegen, und wir dürften von ihm eigentlich nur als von einer Stigmenanlage sprechen. Denn dies Gebilde steht weder mit dem Seitenhauptstamm des Tracheensystems in offener Verbindung, noch hat es einen Verschlußapparat. Über die Gründe, warum ich dies Organ einem vollwertigen Stigma gleichzusetzen berechtigt bin, werde ich mich bei der Beschreibung des ersten und zweiten Larvenstadiums näher äußern müssen. Vorläufig nehmen wir das

eigenartige Gebilde am Metathorax, wo es genau so vor den Rollhügeln in der Nähe der Vorderecken des Notums liegt, wie das erste thoracale Stigma, als Stigma an (Fig. 1 *a stII*). Es ist schon bei aufmerksamer Betrachtung mit bloßem Auge als kleines Pünktchen an der bezeichneten Stelle zu sehen. Das erste Stigma des Thorax ist im Vergleich zu ihm allerdings bedeutend größer, wie das ja nach dem Gesagten nicht weiter zu verwundern braucht.

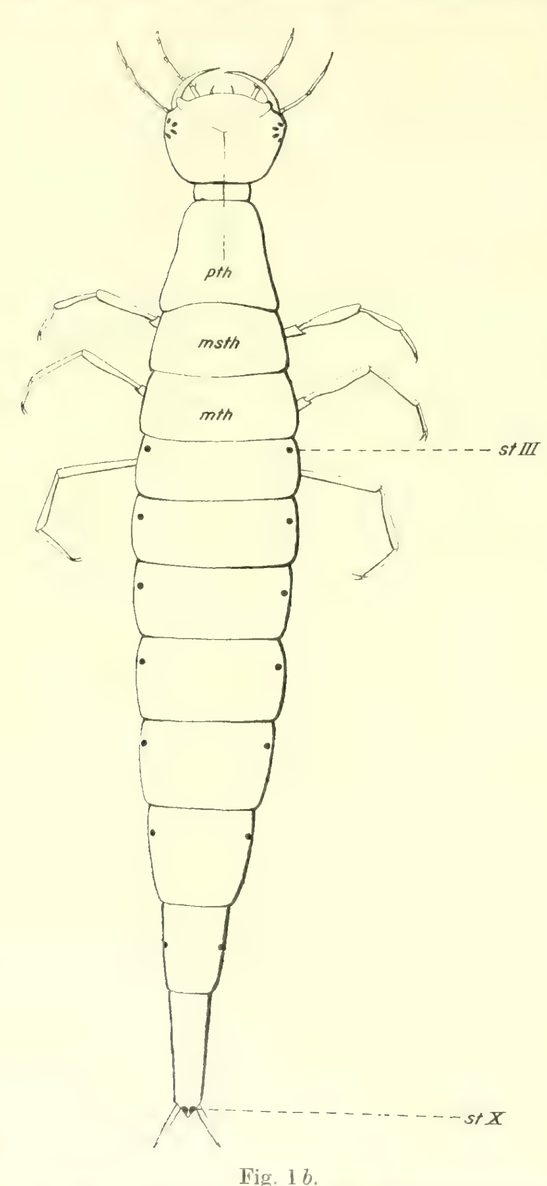


Fig. 1 *b*.
Larve vom Rücken aus gesehen. Lage der acht abdominalen Stigmenpaare (*st.III—st. X*)

Das Abdomen zeigt acht deutlich abgegrenzte Ringe und an jedem dieser Abschnitte ist ein Stigmenpaar gelegen (Fig. 1 *b stIII—X*). Lagen die Stigmen des Thorax ventral, so liegen die des Abdomens lateral mit Ausnahme des letzten Paares, welchem eine terminale Lage zukäme. Die Stigmen des Abdomens sind etwa in der Mitte von jedem Glied — die vorderen etwas nach vorn verschoben — zu finden.

Was nun das letzte, funktionell wichtigste Stigmenpaar betrifft, so liegt es, wie wir schon sahen, terminal, d. h. am Ende des letzten Abdominalsegments über

der Einlenkungsstelle der Styli (Fig. 1*b stX*). Von dieser Stelle aus sind die beiden mächtigen Seitenlängsstämme des Tracheensystems zu verfolgen. Mit diesen beiden letzten Stigmen atmet die Larve. Und sie nimmt bei dem Akt des Atmens die bekannte Stellung ein, daß sie die sonst in der Längsrichtung des Körpers getragenen Styli in einem rechten Winkel zum letzten Segment einstellt, die Ebene der Styli mit der Wasseroberfläche berührt und die Stigmen auf diese Weise in Kommunikation mit der Luft setzt.

Bei Larven des ersten und zweiten Stadiums, also vor der ersten und zweiten Häutung, sind nur diese beiden letzten Stigmen ausgebildet. Jedoch findet man bei genauerer Präparation an den Stellen, wo die übrigen Stigmen der erwachsenen Larve sitzen, chitinige, sehr dünne Stränge ausgebildet, die die Cuticula mit dem Tracheenstamm verbinden.

H. Blunck, mit dem ich in diesen Resultaten vollkommen übereinstimme, nennt diese Verbindungsstränge »Stigmenhälse«. Es wird durch diese Bezeichnung der solide Verbindungsstrang mit einem Stigma in Connex gebracht, obwohl er weder einen Verschlußapparat aufweist, noch an der Stelle, wo er mit der Cuticula verwächst, eine Differenzierung zeigt, die auf eine Atemöffnung hindeuten könnte. Und doch wollen wir auch hier das Wort »Stigmenhals« aufrecht erhalten. Denn die Verbindung mit der Trachee deutet hin auf den Stigmencharakter. Es geht nämlich der solide Stigmenhals in eine normale Trachee über, und diese verbindet ihn mit dem Seitenlängsstamm. Auf dem dritten Larvenstadium sehen wir dann an Stelle dieser Stigmenhälse normale Stigmen treten. Ein Stigma aber bleibt auf dem Stadium des Stigmenhalses stehen. Es ist das eingangs erwähnte metathoracale Stigma. Wenn wir also diesem Gebilde des dritten Larvenstadiums einen Stigmencharakter zuschreiben, so fußen wir dabei auf der Tatsache, daß alle andern Stigmenhälse sich zu normalen Stigmen umwandeln, jenes aber auf dem Stadium der Anlage verbleibt.

Die Stigmenanlagen des ersten und zweiten Stadiums entbehren natürlich jeder Bedeutung für die Atmung. Eine wichtige Rolle kommt ihnen bei der Häutung zu. Nach Bade und Blunck ist ihre Bedeutung darin zu sehen, daß sie »den neugebildeten Tracheen das Abstreifen der alten Intima erleichtern« (Blunck). Es genügt hier der Hinweis. Genaueres ist bei den genannten Autoren zu finden.

Ich wende mich jetzt zur Beschreibung der Stigmen. Fig. 2 gibt die Ansicht eines typischen Larvenstigmas. Schon an dieser Stelle

möchte ich betonen, daß sämtliche Stigmen der Larve gleich gebaut sind. Sie unterscheiden sich hierin bedeutend von der Imago. Im Vergleich zu den Stigmengruben des Käfers ist die Stigmengrube in unserm Falle sehr lang gestreckt (Fig. 2 *stg*). Sie setzt schräg an

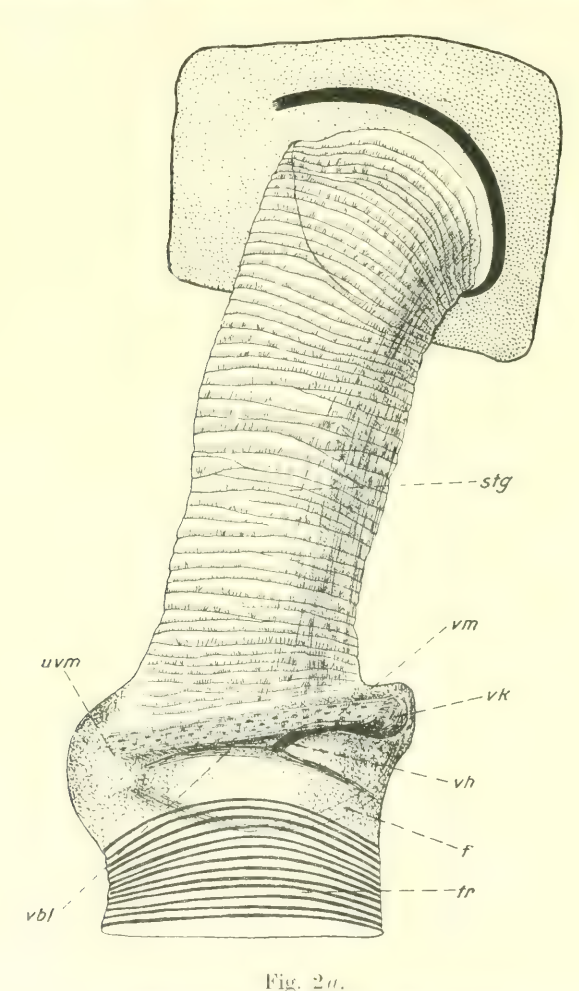


Fig. 2*a*.
Larvenstigma mit vollständigem Verschlußapparat.

der Cuticula an, und der Abschluß nach außen wird durch einen kuppelförmig sich vorwölbenden in der Mitte eingesenkten Chitinring gebildet. Im Schnitt ist dieser auf Fig. 3 zu sehen (*r*). Bei Anwendung schwacher Vergrößerungen ist die allerdings kleine Perforation (Fig. 3 *o*) schon gut wahrzunehmen. Um so verwunderlicher erscheint es, daß man

gerade in der neueren Literatur, wie bei LAMPERT (1899) und BADE (1909) diese Stigmen als geschlossene angesprochen findet. Es fehlt nun allerdings nicht an Autoren, die schon früher diese Stigmen als offene erkannt haben. Es seien hier LACORDAIRE, SCHIÖDTE und KRANCHER genannt und neuerdings MEINERT (1901). Unsre Fig. 3, welche einen vollkommenen Schnitt durch das Stigma und dessen Verbindung mit der Seitenhaupttrachee darstellt, läßt wohl keinen Zweifel mehr aufkommen, daß wir es mit offenen Stigmen zu tun haben. Eine Beobachtung von H. BLUNCK möge noch hier Platz finden, da sie sich auf diesen Punkt bezieht. Kurz vor der Verpuppung, also kurz vor dem die

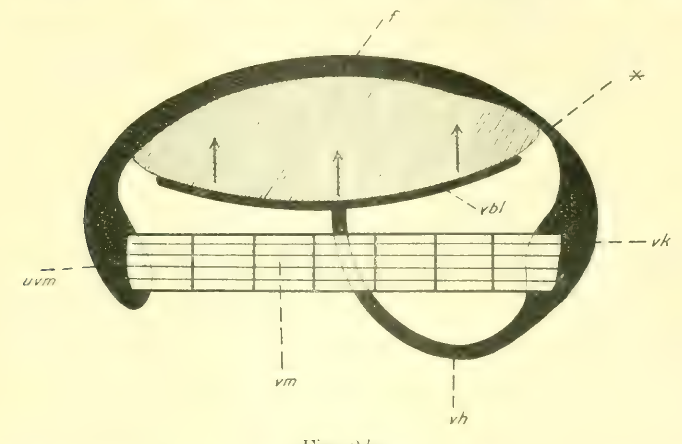


Fig. 2 b.

Schema zur Erläuterung der Wirkung des Verschlußmuskels. Grundriß. Das Lumen der Stigmengrube ist schraffiert.

Larve das Wasser verläßt, sieht man bei Erschütterung des Gefäßes Luftbläschen aus den Stigmen treten. Und das Austreten von Luft in diesem Fall, spricht doch deutlich für eine direkte Kommunikation der Haupttrachee mit der Außenwelt durch das »offene« Stigma.

Die Stigmengrube ist in ihrem Innern mit Chitinleisten besetzt, auf denen Haare stehen, die sämtlich nach der äußeren Öffnung des Stigmas zeigen und der Stigmengrube einen echten Reusencharakter verleihen (Fig. 2—6). Es drängt sich hier die Frage auf, was soll bei der Larve ein Reusenapparat an Stigmen, welche als Atemwerkzeuge kaum in Betracht kommen. Eine Lösung läßt sich leicht finden. Die Larve geht zur Verpuppung ans Land und gräbt sich hier eine Puppenhöhle. Da ist es nun sehr leicht möglich, daß die sehr umfangreichen Stigmen der Hinterleibspitze, deren Reusenapparat lange nicht so stark ausgebildet ist, für die Atmung nicht mehr so sehr in Betracht kommen.

wie die eben zu beschreibenden abdominalen und thoracalen Stigmen, die sich offenbar mehr für das die Puppenhöhle grabende Tier eignen, als die Stigmen, mit denen es im Wasser atmet. Denn die großen Stigmen der Hinterleibsspitze sind nicht in dem Grade gegen das Eindringen von kleinen Erdpartikelchen geschützt als die mit einer äußerst feinen Öffnung versehenen des Abdomens und des Thorax. Und umgekehrt sind auch diese acht noch offenen Stigmenpaare, die die Larve des dritten Stadiums besitzt, an das Wasserleben angepaßt. Für die Atmung kommen sie nicht in Betracht, da ihre äußeren Öffnungen von

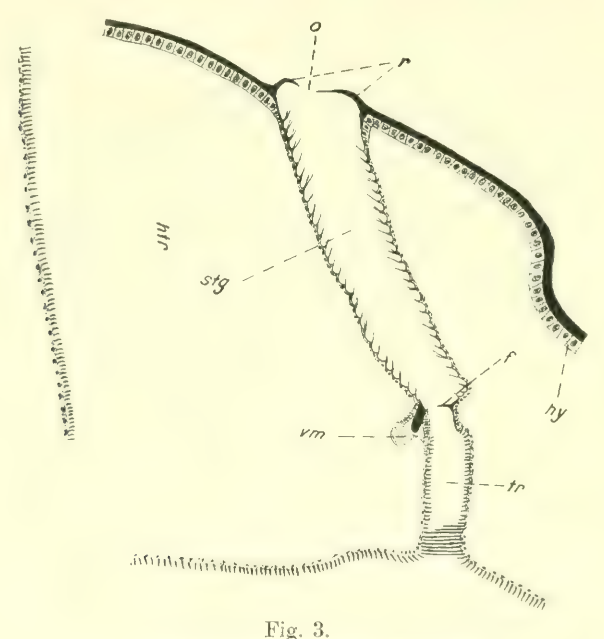


Fig. 3.
Längsschnitt durch das Stigma der Larve.

Wasser umspült werden und sie so nie mit der Luft in Kommunikation kommen. Es darf aber auch kein Wasser durch sie in die Trachee eindringen. Das wird verhindert durch die äußerst feine Öffnung, welche diese Stigmen besitzen, so daß capillare Kräfte dem Wasser den Eintritt verschließen.

Krancher, der eine in den wesentlichsten Punkten richtige Darstellung dieses Stigmentypus gibt, spricht das, was wir als Stigmengrube bezeichnet haben, als Trachee an. Es heißt bei ihm: »Nach Innen zu setzt sich der äußere Chitinring direkt in die Trachee fort, die sich mehr und mehr erweitert und auf der ganzen Strecke eine verworrene Spiral-

zeichnung erkennen läßt.« Ein entwicklungsgeschichtliches Bedenken dagegen, daß man die Stigmengrube als modifizierte Trachee auffaßt, ist nicht am Platze. Wohl aber ist es gerechtfertigt aus morphologischen und physiologischen Gründen die Bezeichnung Trachee für das was wir Stigmengrube nennen zurückzuweisen. Allerdings kann die

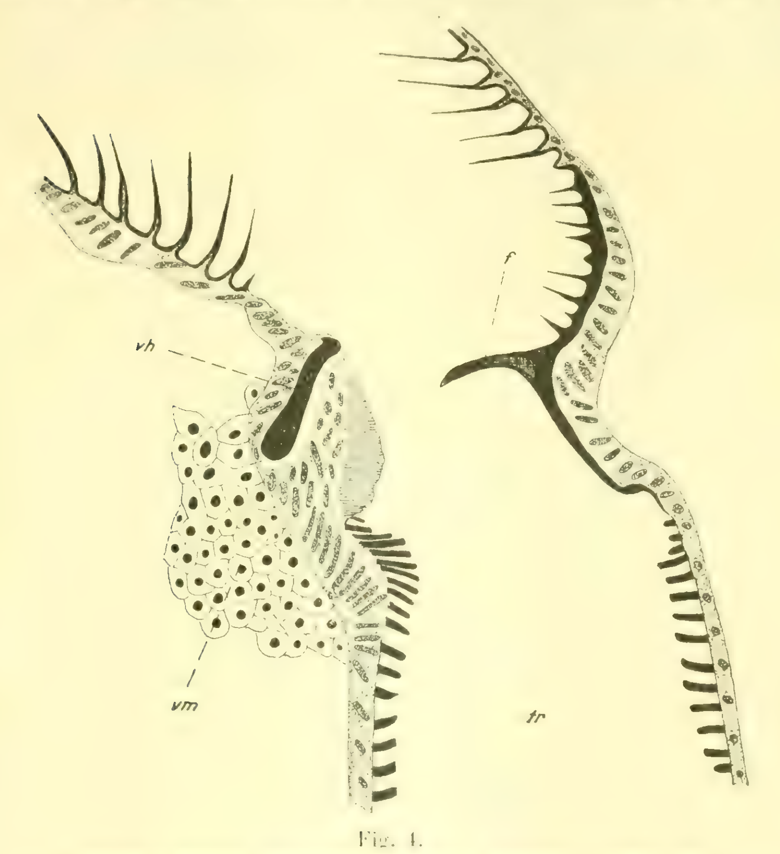


Fig. 4.

Teilstück desselben Längsschnittes wie Fig. 3 in stärkerer Vergrößerung.

abnorme Länge der Stigmengrube, die doch, wie wir beim Käfer gesehen haben und wie es auch sonst bei andern Insekten der Fall ist, eine nur geringe Ausdehnung aufweist, leicht dazu verführen, sie als Trachee aufzufassen.

Die Grenze zwischen Stigmengrube und der eigentlichen Trachee bildet der Verschlußapparat (Fig. 2). Das Lumen der sonst fast kreisrunden Stigmengrube ist an dieser Stelle seitlich komprimiert. (In Fig. 2 steht die Ebene der Kompression senkrecht zur Zeichenebene in

Fig. 3 ist sie getroffen.) An dem Verschlußapparat selbst finden wir die typischen Teile.

Ein Verschlußmuskel (Fig. 2 *vm*) setzt an dem Verschlußkegel (*vk*) an, zieht quer über die ganze Breite der Stigmengrube, um an der andern Seite an einer stark chitinisierten knopfartigen Erhebung seinen Ursprung zu nehmen (*uvm*). An dem Verschlußkegel setzt der Verschlußhebel an (*vh*), der seinerseits an dem Verschlußbügel angreift. Gegenüber dem Verschlußbügel (*vbl*) erhebt sich eine Falte *f* in das Lumen

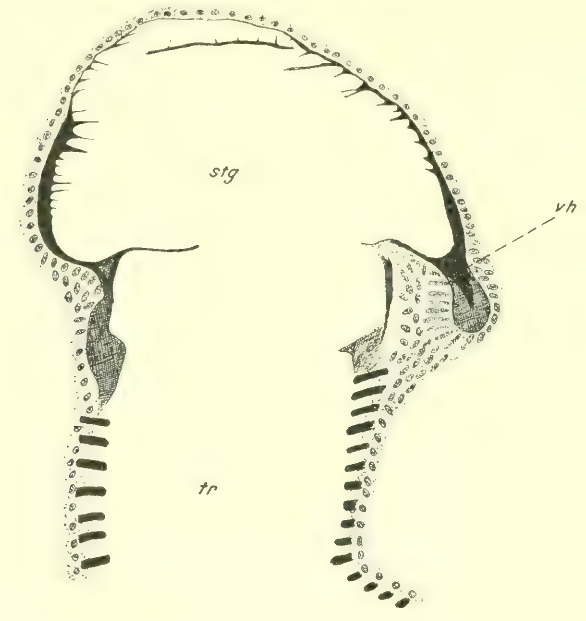


Fig. 5.

Schnitt durch das Stigma. Der Schnitt trifft die Insertionsstelle des Verschlußmuskels am Verschlußkegel (*vk*). Siehe Text!

der Stigmengrube (Fig. 2, 3 u. 4 *f*), die den Verschluß des Stigmas erleichtert.

Über die Wirkung des Verschlußmuskels habe ich mir folgende Ansicht gebildet. Der Verschlußmuskel (*vm*) (siehe das der Fig. 2*a* beigegebene Schema 2*b*) zieht den Verschlußkegel (*vk*) bei der Kontraktion nach seiner Ursprungsstelle, dem Fixpunkt, der als fest zu denken ist, hin. Es wird dadurch der Verschlußkegel um den mit einem Kreuz bezeichneten Punkt sich zu drehen gezwungen sein. Diese Drehung übersetzt sich nun durch den Verschlußhebel auf den Verschlußbügel in eine Bewegung, deren Sinn durch die Pfeile angegeben wird. Das Lumen

der Stigmenhöhle wird so verschlossen. Die Kleinheit des Objektes gestattete es nicht, die Wirkung des Muskels durch den Druck der Präpariernadel zu ersetzen, so daß ich mir wohl bewußt bin, nicht die einzige Erklärungsart gegeben zu haben.

Die Fig. 4, 5 und 6 geben Schnittbilder durch das Stigma. Während Fig. 4 mehr als Ergänzung zu Fig. 3 aufzufassen ist und auch nach demselben Schnitt gezeichnet wurde, um noch einige Details schärfer hervor-

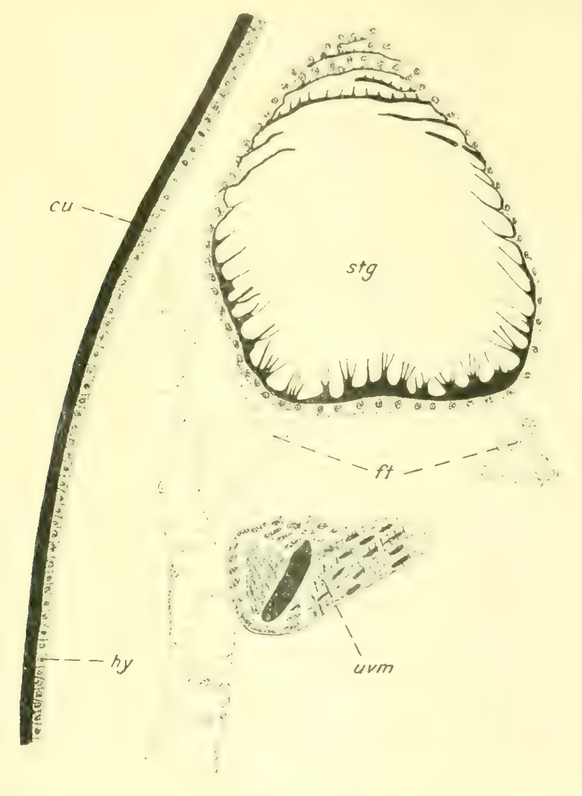


Fig. 6.

Schnitt durch die Ursprungsstelle des Verschlußmuskels (*uvm*).

zuheben, zeigen die Figuren 5 und 6 die im Schnitt getroffenen Ansatz- und Ursprungsstellen des Verschlußmuskels. In Fig. 5 sind infolge ungünstiger Schnittlegung die ansetzenden Muskelfibrillen nicht mehr getroffen. Allein die eigenartige Kernstellung in der Hypodermisschicht, die den Chitinteil des Verschlußbügels umgibt, gibt das typische Bild eines Muskelansatzes. Es sind nämlich die Kerne, und namentlich auf der linken Seite des Verschlußkegels (*vk*) wird das sehr deutlich, denn

hier setzt der Muskel an, radial gestellt. Die Längsrichtung der Kerne entspricht der Richtung der Muskelfibrillen.

Fig. 6 endlich zeigt die Stelle des Ursprungs des Verschlußmuskels, d. h. die Stelle, wo er mit der stark chitinigen knopfartigen Erhebung der Stigmengrube (s. Fig. 2*a*) verwächst. Fig. 6 wird noch dadurch interessant, daß aus ihr durch die Trennung der Stigmengrube und des Ursprungspunktes deutlich hervorgeht, daß dieser eine ziemliche Strecke weit räumlich vor der Wandung der Stigmengrube liegen muß. Dieser Zwischenraum ist ausgefüllt mit Partien des Fettkörpers, die in Fig. 6 *ft* angedeutet sind. Bei der Präparation eines Stigmas empfiehlt es sich, vor der Färbung diese Fettpartien zu entfernen. Sie sind sehr leicht tingierbar und verdecken infolgedessen nach der Färbung den Muskel oder machen ihn wenigstens sehr undeutlich. Die Einsicht, daß ein Zwischenraum, zwischen dem ausgespannten Muskel und dem Rohr der Stigmengrube existiert, wird auch dem der Fig. 2*a* beigegebenen Schema Fig. 2*b*, den auf den ersten Blick gerechtfertigt erscheinenden Vorwurf der Willkürlichkeit, nehmen. Kommt doch gerade hier dieser Zwischenraum zwischen Muskel und Stigmengrube in etwas übertriebener Weise zur Darstellung.

Ich hatte schon oben betont, daß der Reusenapparat der Stigmen am Leibesende des Larvenkörpers nicht so deutlich ausgeprägt sei, als der der vorderen. Ich möchte diesen Satz dahin verstanden wissen, daß das bedeutend geräumigere Lumen der Stigmenhöhle bei den Stigmen der Hinterleibsspitze im Vergleich zu der rohrförmigen Stigmengrube der vorderen, den Gedanken an eine Reuse nicht so leicht aufkommen läßt. Daß aber in beiden Fällen die Funktion als eine gleiche gedacht werden muß, ist wohl nicht nötig eingehender zu diskutieren. Portier hat in einer ausführlichen physiologischen Untersuchung den Atmungsprozeß gerade bei diesen letzten Stigmen eingehend behandelt. Man vermißt bei ihm die exakte morphologische Grundlage, so daß eine Auseinandersetzung mit dem genannten Autor kaum zu einem Ergebnis führen würde, da in vorliegender Darstellung hauptsächlich die morphologische Seite des Problems behandelt wird. Auf Grund der rein anatomischen Befunde wurde hier versucht den Mechanismus des Stigmas zu erklären.

Ich habe eingangs schon der charakteristischen Stellung gedacht, welche die Larve beim Akt des Atmens einnimmt. Steigt die Larve vom Grund des Gefäßes auf, so berühren zunächst die Spitzen der Styli die Oberfläche des Wassers; und von diesem Moment an werden die Styli gedreht, bis sie in wagerechter Richtung zur Körperlängsachse

stehen. Mit dieser Bewegung steht die Öffnung des äußeren Stigmenrandes in ursächlichem Verhältnis. Hebt man mit einer Nadel langsam und vorsichtig die Styli in ihre gewöhnliche Lage, so ist ein deutliches Nähern der äußeren Stigmenränder bis zum vollständigen Verschluß zu beobachten. Welcher Art nun der ursächliche Zusammenhang ist, in welchem die Bewegung der Styli zu dem Öffnen bzw. Schließen des äußeren Stigmenrandes steht, vermag ich nicht anzugeben. Eine Muskelwirkung scheint es mir nicht zu sein. Ich möchte lieber an gewisse Spann- oder Zugkräfte denken in der weichhäutigen Umgebung, in die die Stigmen wie die Styli eingebettet sind;

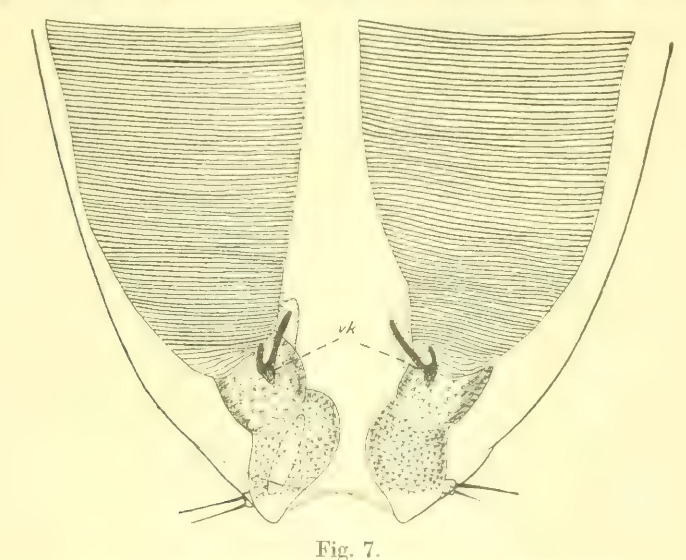


Fig. 7.
Das letzte abdominale Stigmenpaar am Leibesende der Larve.

Spannungsveränderungen, die eben in einer solchen Korrelation stehen müßten, daß die beschriebene Wirkung resultiert.

Wir wenden uns jetzt zur Beschreibung des Stigmas selbst. Wie aus Fig. 7 zu ersehen ist, weist die Stigmengrube eine Einschnürung auf, so daß das Ganze das Aussehen gewinnt, als sei dem etwas aufgebauchten Rohr noch ein Kragen aufgepaßt, der es mit der Außenwelt verbindet. Die äußeren Ränder dieses Kragens sind weichhäutig und wölben sich über die Öffnung des Stigmas wie zwei zarte Lamellen. Der Schnitt Fig. 11 zeigt dies deutlich (*la*). Die Längsachse der Stigmengrube steht zur Längsachse der Tracheenstämme in einem stumpfen Winkel; und zwar so, daß sich die Stigmenöffnungen der Sagittalebene nähern und dicht nebeneinander münden. Aber auch die Stigmengrube

selbst zeigt an der Stelle der Einschnürung eine Umbiegung. Wir können daher von unsern Schnitten, die sämtlich parallel der Sagittalebene geführt sind, nicht erwarten, daß einer von ihnen die Stigmengrube längs ihrer ganzen Ausdehnung träfe. Sie alle zusammen geben in der Reihenfolge, wie sie angeordnet sind, das, was ein idealer Längsschnitt zu zeigen imstande wäre.

Fig. 8 trifft den inneren Teil der Stigmengrube und seine Verbindung mit der Trachee. Der Wulst, der sich links vorwölbt, ist der

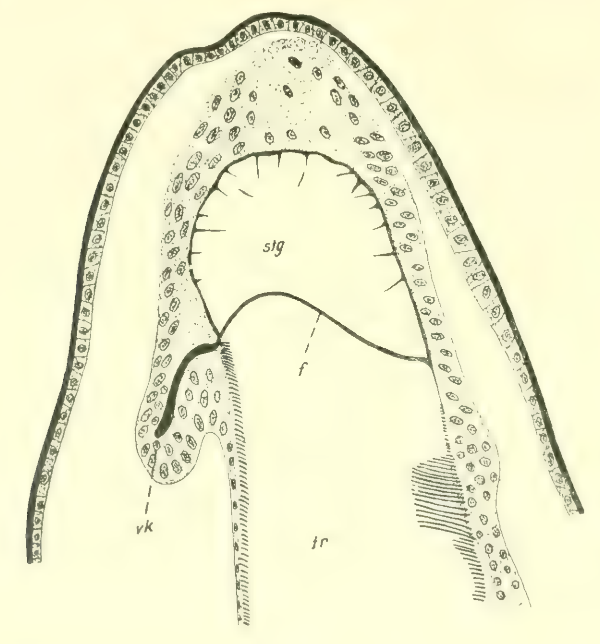


Fig. 8.

Erster Längsschnitt durch das letzte abdominale Stigma parallel zur Sagittalebene des Körpers.

Verschlußkegel (*vk*). Ich möchte an dieser Stelle nochmals betonen, daß der Verschlußapparat dieser letzten Stigmen genau übereinstimmt mit dem der vorderen, so daß eine nochmalige Beschreibung nur Wiederholungen bringen würde. Auch die Wirkung des Verschlußmuskels, denke ich mir hier gerade so, wie ich dort auseinandersetzte. Die Spange, die sich von dem Verschlußkegel (Fig. 8 *vk*) nach der gegenüberliegenden Wand der Stigmengrube erstreckt, ist die Falte *f*, die wir schon bei den vorderen Stigmen kennen lernten; und der auch hier die gleiche Funktion zukommt wie dort.

In Fig. 9 hat sich das Bild wesentlich verändert. Der innere

Teil der Stigmengrube geht jetzt in den äußeren Teil über. (Portier bezeichnet diesen mit der dem Franzosen eigenen Eleganz als «chambre de sureté».) Dieser vordere Teil ist in unsrer Fig. 9 nur angeschnitten. Daher sehen wir die vielen Reusenhaare in dem Lumen verteilt; mit andern Worten: unser Schnitt führt hart am inneren Rande der Wan-

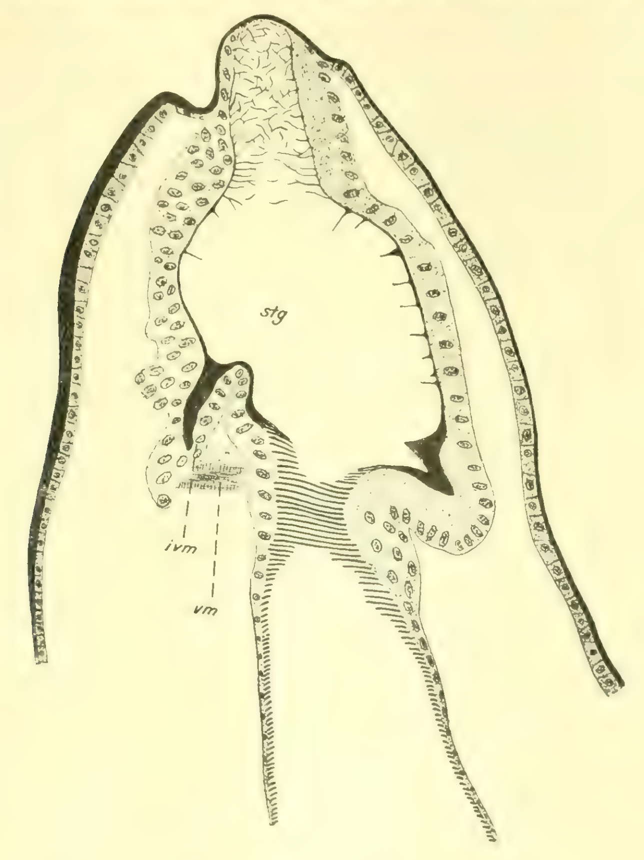


Fig. 9.

Zweiter Längsschnitt durch das letzte abdominale Stigma parallel zur Sagittalebene des Körpers. Der Schnitt trifft die Insertionsstelle des Verschlußmuskels.

dung vorbei. Der Verschlußkegel (*vk*) dokumentiert sich durch eine ausgesprochene Prominenz an derselben Stelle wie in der vorhergehenden Figur; und es ist hier schon die Insertion des Verschlußmuskels (*ivm*) deutlich getroffen. Die folgende

Fig. 10 schneidet in unmittelbarer Nähe der Längsachse des Öffnungsspaltes durch. In Fig. 7 ist auf dem linken Stigma dieser Spalt eingezeichnet. Die Verbindung mit der Trachee ist in Fig. 10

unterbrochen, wie es ja nach dem Vorhergesagten nicht anders zu erwarten war. Rechts neben der Trachee erscheint das Gelenk des einen Stylus (*gst*). Und ich möchte noch einmal hervorheben, daß eine muskulöse Verbindung mit den Lippenrändern der äußeren Stigmenöffnung nicht existiert. Es müssen zweifelsohne andre Kräfte im

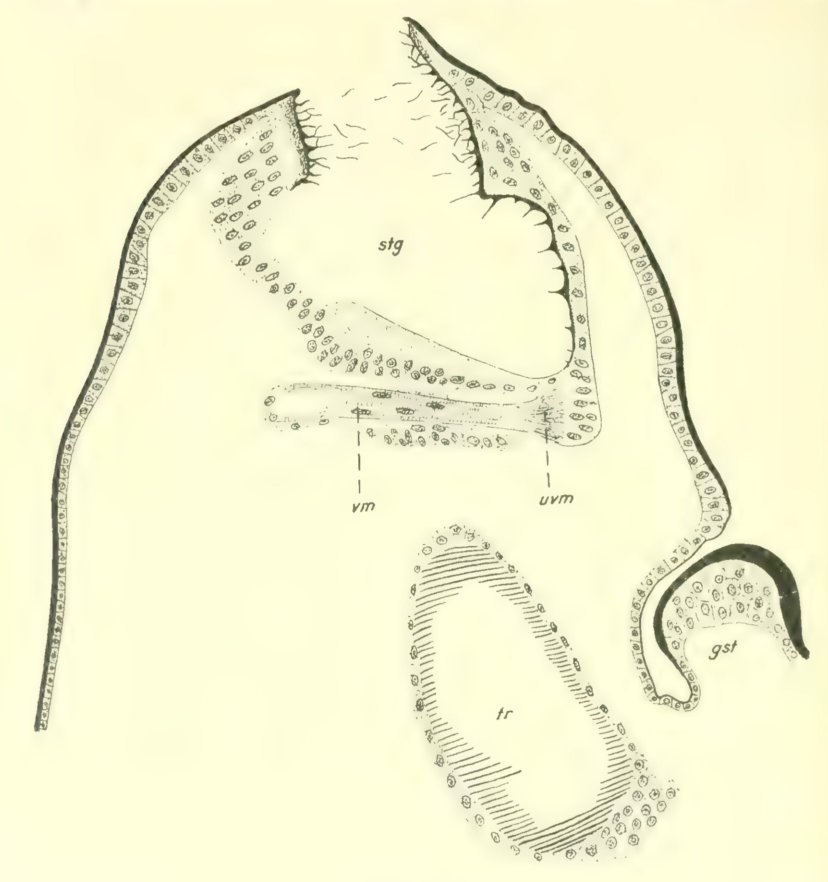


Fig. 10.

Dritter Längsschnitt durch das letzte abdominale Stigma parallel zur Sagittalebene des Körpers. Der Schnitt trifft den Verschlußmuskel (*vm*) und seinen Ursprung an der Stigmengrube (*uvm*).

Spiele sein, die die Bewegung der Styli und das Öffnen und Schließen der lamellösen Lippenränder in Zusammenhang bringen. Weiter ist auf Fig. 10 ein großer Teil des Verschlußmuskels (*vm*) getroffen und man sieht seinen Ursprung (*uvm*) an einem Höcker der Stigmengrube. Besonders auf der rechten Seite der Zeichnung ist die Einschnürung der Stigmengrube sehr deutlich zu sehen. Auf der linken Seite ist das

Chitin gesplittert, so daß die Zweiteilung der Stigmengrube in einen äußeren und inneren Teil nicht so deutlich zum Ausdruck kommt, wie es wohl hätte sein können.

Die letzte Schnittfigur endlich (Fig. 11) zeigt einen Schnitt durch den äußeren Teil der Stigmengrube. Sie soll vor allem den lamellösen Charakter der Lippen (*la*), die den äußeren Verschluß des Stigmas bilden, auch durch die zeichnerische Darstellung aufweisen.

Bei den Stigmen der Hinterleibsspitze hätten wir also einen doppelten Verschluß anzunehmen. Einmal einen äußeren durch die Lippen und dann einen inneren durch den Verschlußapparat. Oder wenn wir es anders fassen wollen: wir haben sowohl einen Verschluß der Stigmen-

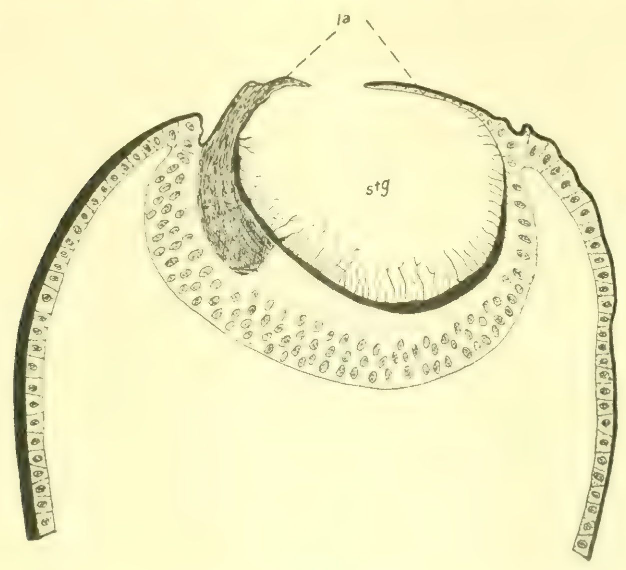


Fig. 11.

Vierter Längsschnitt durch das letzte abdominale Stigma parallel zur Sagittalebene des Körpers. Der Schnitt trifft die lamellösen Ränder (*la*) des äußeren Teiles der Stigmengrube.

grube wie einen Verschluß der Trachee. Den Gründen dieses doppelten Verschlußmechanismus nachzugehen, will ich mir versagen. Denn die Gefahr liegt zu sehr nahe, gerade bei solchen Dingen, den Boden der Spekulation zu betreten.

Aber ein Vergleich der Stigmen der Imago mit denen der Larve möge noch hier seinen Platz finden. Zunächst die Lage und die Verteilung am Körper. In beiden Fällen haben wir bei der Larve wie bei dem Käfer zehn Stigmenpaare feststellen können. Wie aus dem Abschnitt über die Stigmen des Käfers erinnerlich sein wird, konnte ich

die Lage der beiden thoracalen Stigmen nicht genau morphologisch bestimmen. Wenn ich dazu neigte, sie zum Prothorax und Mesothorax zu zählen, so war das, wie ich ausdrücklich betonte, mehr eine Ansicht, als eine feste Überzeugung, die durch morphologische Untersuchungen gestützt wurde. Bei der Larve liegen nun die beiden thoracalen Stigmen im Meso- und im Metathorax (Fig. 1*a*). Und ich weiß wohl, daß man geneigt sein wird, die Lage der Larvenstigmen als maßgebend auch für den Käfer anzusehen. Wenn ich dem entgegentrete, so leiten mich dabei folgende Erwägungen. Wir haben gesehen, daß die thoracalen Stigmen des Käfers in den Gelenkfalten lagen, welche die Metameren des Thorax verbinden. Es ist ihnen demzufolge eine segmentale Zugehörigkeit von vornherein überhaupt abzuerkennen. Mit andern Worten: wir müßten ihnen — wie es Kolbe will — eine intersegmentale Lage zuschreiben. Das nun hatte ich abgelehnt, weil — man denke nur an das Abdomen — den Stigmen zweifellos eine segmentale Zugehörigkeit zukommt. Und aus den Gründen, die ich in dem Abschnitt über die Stigmen des Käfers dargelegt habe und die — ich möchte es nochmals betonen — durch vergleichend morphologische Untere suchungen nicht gestützt sind, zähle ich das erste thoracale Stigma des Käfers zum Prothorax, das zweite zum Mesothorax. Es müßte also in der Puppe eine Verschiebung der thoracalen Stigmen nach dem Kopf zu erfolgen und zwar so, daß das larvale mesothoracale Stigma bei der Imago dem Prothorax zugehörig erscheint und das larvale metathoracale Stigma nach der Verschiebung beim Käfer in den Mesothorax zu liegen kommt. Auch das erste abdominale Stigma erleidet eine Verschiebung nach vorn. Bei der Larve liegt es, wenn auch etwas nach vorn verschoben, noch immerhin mehr in der Mitte des Segmentes als bei dem Käfer. Bei dem Käfer liegt es hart an der Grenze vom Metathorax und Abdomen und ist mit dem Tritophragma verwachsen. Solche Verlagerungen und Verschiebungen von Stigmen sind schon von Heider bei *Hydrophilus* beobachtet und beschrieben worden. So daß dadurch auch das entwicklungsgeschichtliche Bedenken fällt.

Was nun die Stigmen selbst betrifft, so zeigt, wie wohl kaum mehr der Erläuterung bedarf, der Verschlußapparat bei Käfer und Larve im großen und ganzen den gleichen Typus.

Die beiden thoracalen Stigmen des Käfers, die wir als verschieden von den abdominalen gebaut erkannt hatten, entsprechen den thoracalen der Larve. Und hier zeigt das erste thoracale Stigma keine Differenzen von den abdominalen. Hingegen ist dies bei dem zweiten

der Fall. Das zweite thoracale Stigmenpaar der Larve bleibt auf dem Stadium der Stigmenanlage (des Stigmenhalses) stehen. Und es entspricht dem zweiten thoracalen Stigma der Imago, das so völlig von dem Typus der übrigen Stigmen abweicht. Es drängt sich hier unwillkürlich der Gedanke an einen Zusammenhang dieser Dinge auf, der — wenn er bestehen sollte — eine anregende Aufgabe für eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung abgeben könnte.

B. Das Tracheensystem der Larve.

Es wurde bei der Beschreibung des Tracheensystems der Imago von *Dytiscus marginalis* immer wieder betont, daß das Tracheensystem im Grunde genommen durch zwei seitliche Längsstämme repräsentiert wird. Wir konnten bei dem Käfer diese beiden Längsstämme in den Verbindungen der einzelnen Stigmen erkennen. Diese Verbindungen zeigten durchweg den Charakter von Luftsäcken, d. h. ein deutlicher Spiralfaden, der ja sonst für die Tracheen charakteristisch ist, war hier nicht vorhanden. Im Abdomen der Imago waren diese seitlichen Längsstämme leicht nachzuweisen und ihre Fortsetzung bis in den Thorax hinein zum ersten Stigma immer noch mit Bestimmtheit zu erkennen.

Ganz anders bei der Larve. Hier scheint das ganze Tracheensystem überhaupt nur aus zwei Längsstämmen zu bestehen. Ein Blick auf Fig. 12 wird diesen Satz bestätigen. Und es macht hier gar keine Schwierigkeit die beiden mächtigen Seitenlängsstämme bis in den Prothorax hinein zu verfolgen. Sie sind übrigens auch beim lebenden Tier ohne weitere optische Hilfsmittel deutlich zu erkennen. Im Unterschied zum Käfer zeigen die Längsstämme der Larve ausgesprochenen Tracheencharakter. d. h. der Spiralfaden ist überall wohlausgebildet und fällt noch besonders durch seine eigentümliche dunkle Färbung auf.

Die Stigmen des Käfers sind im Vergleich zu denen der Larve größer und kommen sämtlich bei der Atmung in Betracht. Anders bei der Larve. Mit Ausnahme der beiden letzten Stigmen spielen ja die andern. die zudem noch sich erst auf dem dritten Stadium öffnen, eine nur untergeordnete. wenn überhaupt eine Rolle. Es wird daher nicht Wunder nehmen. wenn wir bei dem Käfer die seitlichen Längsstämme der Tracheen eben durch die mächtige Ausbildung der Stigmen, jedesmal an der Stelle wo ein Stigma sitzt, quasi unterbrochen sehen. so daß der eigentlich ununterbrochene Längsstamm scheinbar zu einer Verbindung zwischen den einzelnen Stigmen wird. Daß

dies ein sekundäres Verhalten ist, dürften nach meiner Meinung, die Verhältnisse bei der Larve zur Genüge beweisen. Hier sind die Stigmen des Abdomens und des Thorax nur wenig ausgebildet und ihr Vorhandensein hat gar keinen modifizierenden Einfluß auf die Gestaltung der Längsstämme; auch nicht bei dem dritten Stadium, wo sie doch schon als offene Stigmen, also funktionsfähige Organe, angesprochen werden müssen.

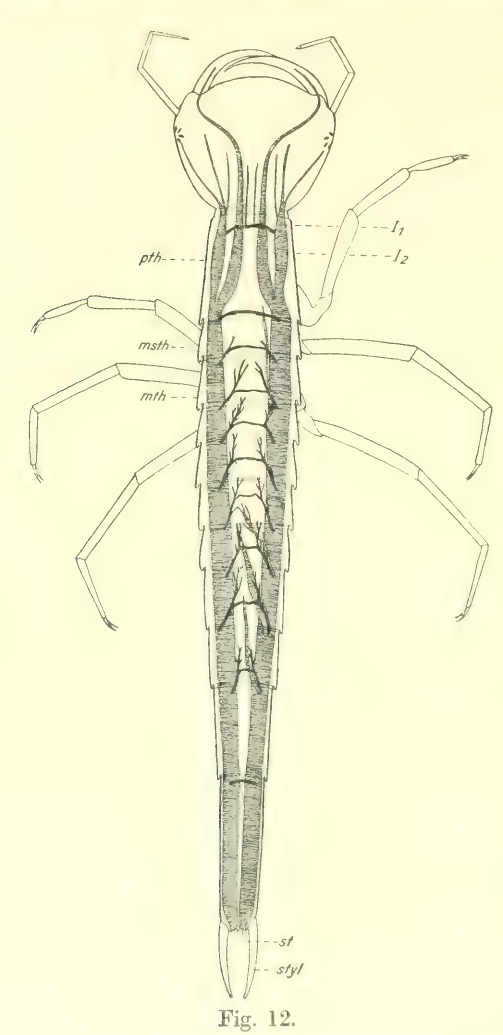


Fig. 12.

Larve (erstes Stadium) von der Oberseite gesehen. Die beiden Tracheenlängsstämme mit den dorsalen Quercommissuren (schwarz ausgezeichnet).

Die beiden Tracheenlängsstämme der Larve selbst, stehen durch dorsale Querbrücken in Verbindung. In jedem Segment finden wir eine solche. (In Fig. 12 sind die dorsalen Querbrücken der Deutlichkeit halber schwarz gehalten.) Mit Ausnahme der ersten und letzten Querbrücke haben alle andern, wie Fig. 12 deutlich zeigt, die Eigentümlichkeit, daß der eigentliche Querstamm nicht in dem Segment liegt, aus dem die ihn bildenden Tracheen entspringen, sondern in das vorhergehende Segment vorrückt. (Ein ähnliches Verhalten haben ja auch die dorsalen Querstämme im Abdomen des Käfers.) Nach dem die Querbrücke abgezweigt ist, behalten die sie bildenden Tracheen noch eine Strecke lang ihre Richtung bei und verlieren sich unter Verzweigung in dem Fettkörper und der Hypodermis. Es kommt so die eigentümlich H-förmige Figur zustande, die für diese Querbrücken charakteristisch

erscheint. Der Querstamm des letzten Segmentes, des achten Abdominalen, ist unverzweigt. Auch prallt er nicht, wie schon erwähnt, in das vorhergehende Segment vor. Das gleiche gilt von der Querbrücke im Prothorax.

In Fig. 12 sind noch außerdem im ersten, fünften, sechsten und siebenten Abdominalsegment abzweigende Tracheenstämme angegeben, die den Darmtractus versorgen.

Es mag vielleicht Wunder nehmen, daß die Fig. 12 und 13 eigentlich nur die beiden Hauptseitenstämme des Tracheensystems vorzeichnen. Und in der Tat sind ja auch bei der Larve, und zumal der Larve auf dem ersten und zweiten Stadium, die mir ausschließlich bei

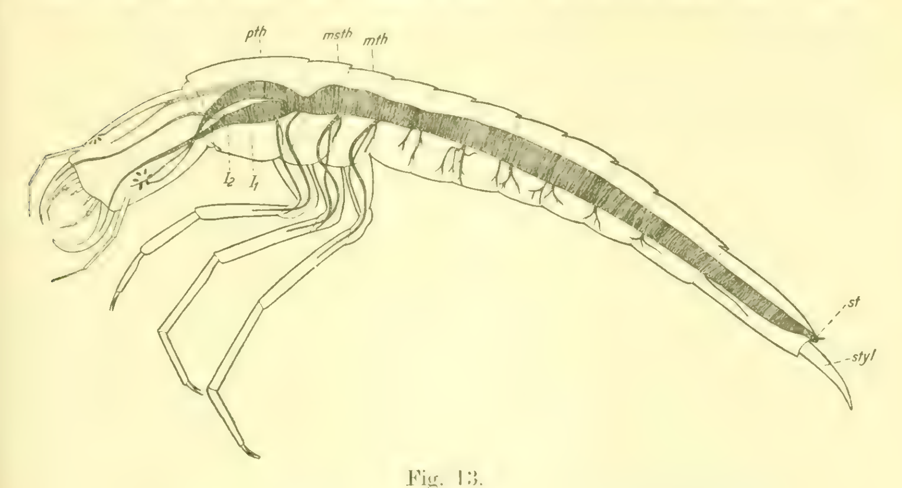


Fig. 13.

Larve von der linken Seite gesehen, um die in die Beine abgehenden Äste zu zeigen.

meinen Untersuchungen zur Verfügung standen, eigentlich große Tracheenstämme kaum zu finden. Es bedarf eben nur feiner Capillaren, um die Luft von den mächtigen Seitenlängsstämmen, die den größten Teil der Körperhöhle des Tieres erfüllen, nach den Organen zu bringen.

Fig. 13 gibt eine seitliche Ansicht der Larve. Sie ist so zu denken, daß durch die mächtige linke Trachee die der rechten Seite verdeckt wird. Der Kopf mitsamt dem Prothorax ist etwas gedreht, so daß man die Oberseite noch überblicken kann; es werden infolgedessen im Prothorax und im Kopf auch die Tracheen der rechten Seite sichtbar. Sie sind etwas weniger stark ausgezeichnet.

Im Prothorax gehen die Tracheen des ersten Beinpaares ab; sie entspringen getrennt und zwar die hintere kurz bevor sich der Seitenlängsstamm in eine obere und eine untere Trachee trennt. (Ich nenne

diese letzten beiden Tracheen wie bei Käfer Trachea cephalica superior (I_1) und Trachea cephalica inferior (I_2).) Die Tracheen des zweiten und dritten Beinpaares entspringen aus dem Seitenlängsstamm an der Grenze von Meso- und Metathorax bzw. Metathorax und Abdomen. Im Unterschied zu den Tracheen des ersten Beinpaares haben die Tracheen des zweiten und dritten eine gemeinsame Wurzel (Fig. 13). Der Verlauf der Tracheen im Bein selbst bietet wenig Besonderes. Die Tracheen sind namentlich bei älteren Tieren sehr gut bis in die Tibia hinein zu verfolgen. In Fig. 13 ist an der vorderen Trachee des ersten Beinpaares ein kleiner Zweig angegeben, der ebenso wie die Zweige an der gemeinsamen Wurzel der Tracheen des zweiten und dritten Beines sowie die im Abdomen eingezeichneten ventralen Zweige die Muskeln und die Hypodermis versorgt.

Im Vergleich zum Tracheensystem des Thorax und des Abdomens, das sich doch eigentlich auf die beiden Längsstämme beschränkt, bietet der Kopf entschieden mehr Beachtenswertes. Bevor ich jedoch mit der Beschreibung des Tracheensystems im Kopf der Larve beginne, muß ich einiges über dessen Eigenmuskulatur sagen.

Zuvor noch eine kurze Orientierung über Fig. 14. Sie stellt den Kopf der Larve von der Unterseite gesehen dar; ist vollkommen durchsichtig in bezug auf die Tracheen gedacht, so daß auch die oberen Tracheen sichtbar erscheinen. Mit der Ansicht von unten ist natürlicherweise eine Umkehr der beiden Seiten verbunden, so daß die rechte Seite des Kopfes in der Figur links zu liegen kommt und umgekehrt. Über die Morphologie des Kopfes möchte ich mich nicht näher auslassen, da ich auf die Untersuchungen von H. Blunck verweisen kann.

Jeder bewegliche Anhang des Kopfes hat zwei Muskeln, die sich antagonistisch verhalten. Die Bewegung der Anhänge ist auch infolgedessen nur in einer Ebene möglich. Diese Ebene ist die der dorsoventralen Abplattung des Kopfes. Die Muskeln möchte ich analog denen der Imago benennen, wobei ich dieselben Bezeichnungen benutzen werde, wie sie A. Bauer für die entsprechenden der Imago angegeben hat.

Eine Oberlippenmuskulatur fehlt bei der Larve; stellt doch hier das Labrum eine unbewegliche Platte dar.

Die Antennen werden durch je zwei Muskeln bewegt. Sie inserieren beide am Innenrand des Grundgliedes der Antenne und zwar der mediale Musculus extensor antennae (*ean*) am vorderen Rand, der mehr laterale Musculus flexor antennae (*fan*) am hinteren Rand des

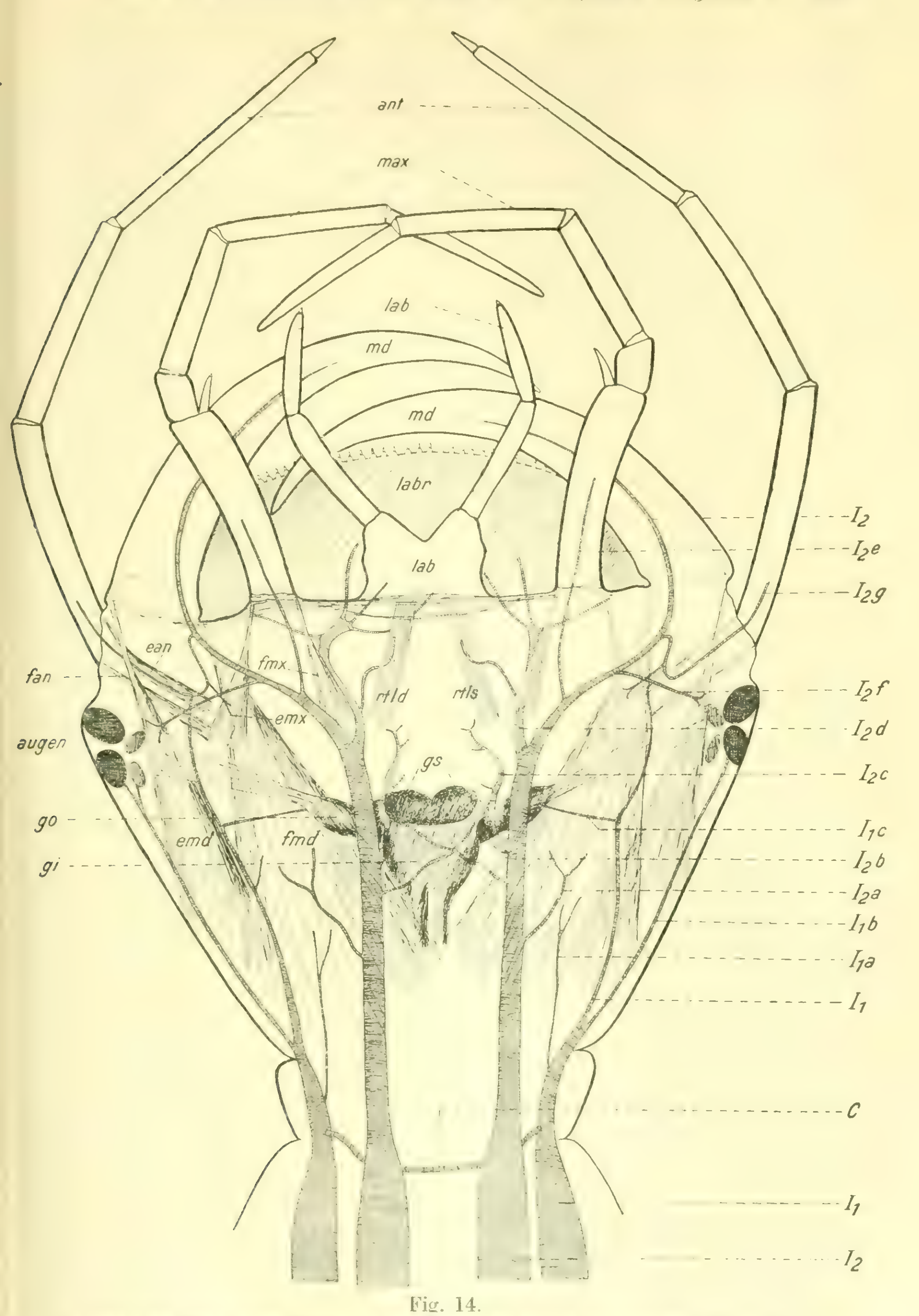


Fig. 14.

Kopf der Larve an der Unterseite. Der Pharynx und seine Muskulatur ist weggelassen. Zeichenerklärung s. S. 443.

Grundgliedes. Der Extensor bewirkt eine Bewegung der Antenne nach vorn, der Flexor ist sein Antagonist.

Die Mandibelmuskulatur ist naturgemäß die stärkste im ganzen Kopf der Larve. Wir unterscheiden einen Flexor und Extensor der Mandibel. Der Flexor mandibulae (*fmd*), ein mächtiger auffallender Muskel von kegelförmiger Gestalt inseriert am medialen Hinterrand der Mandibel und nimmt seinen Ursprung in der hinteren Schädelpartie. Er vollzieht die eigentlich beißende Bewegung, sofern man überhaupt bei der Larve von »beißen« reden darf. Denn eine Mundöffnung fehlt ja und die Larve saugt die Beute aus. Der komplizierte Saugmechanismus, bei dem die Pharynxmuskulatur eine große Rolle spielt, und die Mandibeln Saugröhren vergleichbar sind (obwohl sie nicht hohl!) ist von H. Rungius eingehend beschrieben und ich kann auf diese Untersuchung verweisen. Die »beißende« Bewegung der Mandibeln besteht also in einem Einschlagen ihrer scharfen Spitzen in den Körper des Beutetieres. Der Antagonist zu dem Musculus flexor mandibulae der Musculus extensor mandibulae (*emd*) ist schwächer als der Flexor, aber immer noch im Vergleich zu allen andern Muskeln des Kopfes sehr stark. Er inseriert am lateralen Hinterrand der Mandibel und entspringt, wie der Flexor in der hinteren Hälfte des Schädels. Durch seine Kontraktion werden die eingeschlagenen Mandibeln wieder geöffnet.

Bei den Maxillen, die ja bei der Larve als Kauwerkzeuge nicht in Betracht kommen und demgemäß als solche schwach ausgebildet sind, unterscheiden wir ebenfalls einen Flexor und Extensor maxillae.

Der Musculus flexor maxillae (*fmx*) liegt medial und inseriert am medialen Rand des Grundgliedes der Maxillen. Er bewegt die Maxillen nach vorn. Der Extensor maxillae (*emx*), der am lateralen Rand des Grundgliedes inseriert, kehrt bei seiner Kontraktion die Bewegung des Flexor um.

Endlich setzen an der Unterlippe noch zwei Muskeln an, die ich als Rotatores labii (*rtl*) bezeichnen möchte. Der Musculus rotator labii sinister (in der Figur rechts!) bewirkt eine Drehung der Unterlippe nach links, der Rotator labii dexter entsprechend nach rechts. Werden beide Muskeln gleichzeitig kontrahiert so resultiert eine Hebung der Unterlippe, die der zu vergleichen wäre, welche der unpaare Levator labii bei der Imago bewirkt.

Nach diesem Exkurs über die Muskeln des Kopfes wende ich mich der Beschreibung der Tracheen zu.

Es wurde schon erwähnt, daß sich der den ganzen Körper der

Larve durchziehende Seitenlängsstamm der Trachee im Prothorax in eine untere und eine obere Trachee teilt; so daß also im ganzen vier Tracheen in den Kopf eintreten. Wie schon oben gesagt, nenne ich diese Tracheen wie bei der Imago Trachea cephalica superior und Trachea cephalica inferior. Um den Vergleich mit dem Käfer noch mehr zu erleichtern werde ich auch den gleichen Modus der Bezeichnung durch Ziffern anwenden. Ich bezeichne also die Trachea cephalica superior mit I_1, die Trachea cephalica inferior mit I_2 und übersehe dabei die Bedeutung der I, die ja eigentlich das erste Stigma bezeichnen sollte.

Die beiden Tracheae cephalicae superiores (I_1) treten nicht wie beim Käfer in der Medianlinie des Kopfes dicht nebeneinander herlaufend, sondern weit auseinander gerückt seitlich in den Kopf ein. Kurz vor dem Eintritt in den Kopf werden sie durch eine dorsale Quercommissur C (siehe auf Fig. 14) verbunden, die wir schon weiter oben als dem Prothorax zugehörig erkannten. Bei dem Käfer lernten wir eine Quercommissur der beiden Tracheen I_1 kennen (Fig. 23 C), die ich mit der eben an der Larve erwähnten vergleichen möchte. Bei dem Eintritt in den Kopf etwa an der Stelle, wo die Quercommissur C entspringt, verengert sich die Trachee I_1 bedeutend (Fig. 14) und zweigt noch in dem sogenannten Halsstück eine sehr feine Trachee I_1a ab, die den Musculus flexor mandibulae versorgt. Es entspricht diese Trachee $I_1a\alpha$ der Imago, die ja auch in dem Musculus flexor mandibulae sich verliert. Die Trachee I_1 selbst der Larve läuft in dem Bereich des Musculus flexor mandibulae in schwach gekrümmtem nach der Mediane concavem Bogen nach vorn und ihre Enden versorgen die beiden Antennenmuskeln. (Auf der rechten Seite [in der Zeichnung, Fig. 14, links] hat die Trachee I_1 eine etwas andere Krümmung als die der linken. Es können diese geringen Verschiedenheiten auf einer natürlichen Asymmetrie beruhen, wie auch künstlich durch Druck bei der Präparation hervorgerufen sein. Hier eine Grenze ziehen zu wollen wäre ein müssiges Beginnen.) Die Trachee I_1 gibt in der Höhe des Gehirns einen medialen Ast I_1c ab, der in dem Ganglion opticum verschwindet. Er entspricht dem Ast $I_1a\gamma$ des Käfers, der das gleiche Verhalten zeigt und außerdem noch eine Reihe feinerer Äste an das Auge abgiebt. Er wurde bei dem Käfer als Ramus ophthalmicus superior besprochen.

Auf der rechten Seite (links der Fig. 14) geht von I_1, kurz bevor I_1c entspringt, ein sehr kleiner Ast ab, den wir unbenannt lassen; er verliert sich in dem Musculus flexor mandibulae. I_1b, der zweite Zweig,

den I_1 abgibt, läuft ganz am Rande des Kopfes den Augen zu; entsprechend $I_1 a\beta$ des Käfers. Wir vermissen bei der Larve, die bei dem Käfer mit I_1 bezeichneten Äste; sie sind hier bei der Larve nicht vorhanden, nur die Zweigprodukte sind in beiden Fällen unverkennbar dieselben. Im Schema könnte man diesen Vergleich etwa so darstellen, wie es in Fig. 15 *a* und *b* geschehen ist. Fig. 15*a* zeigt den Verzweigungs-

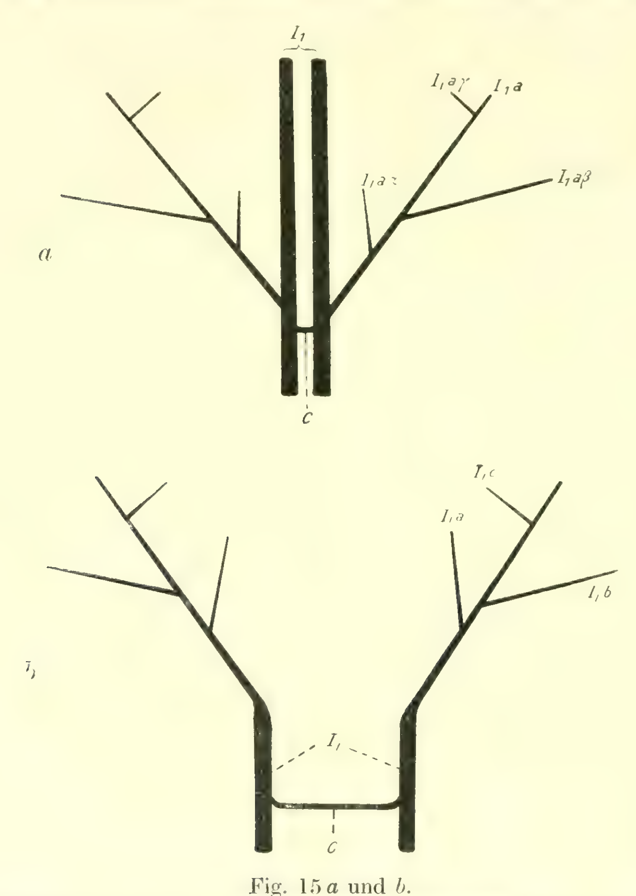


Fig. 15 *a* und *b*.
Schema zum Vergleich des Verlaufs der oberen Kopftrachee *a*, Käfer; *b*, Larve.

modus der Trachea cephalica superior der Imago; Fig. 15 *b* den derselben Trachea bei der Larve. Die Übereinstimmung beider Schemata leuchtet sofort ein, und auch der Unterschied, der darin besteht, daß bei dem Käfer (Fig. 15*a*) die Tracheen I_1 weiter nach vorn verlaufen, bei der Larve (Fig. 15*b*) hingegen diese Stämme fehlen, dürfte leicht aus den beiden Figuren abzulesen sein. Zu dem eignet sich die Gegen-

überstellung beider Schemata dazu noch einmal das zu erläutern, was oben über den Vergleich der Verzweigungen der Tracheae cephalicae superiores bei Käfer und Larve gesagt wurde.

Die Tracheae cephalicae inferiores (I_2) (Fig. 14) treten etwas mehr der Mediane genähert in den Kopf ein, wobei sich auch eine bedeutende Verengerung ihrer Lumina in dem Halsstück geltend macht, wie wir es schon bei den Tracheae cephalicae superiores kennen lernten. Beide Tracheae cephalicae inferiores (I_2) laufen bis zum Gehirn parallel, wenden sich dann nach außen bis zur Höhe des Ansatzes der Antennen, um dann in einem starken nach der Mediane concaven Bogen in die Mandibeln (*md*) zu gehen. In den Mandibeln selbst sind sie noch eine gute Strecke weit zu verfolgen. Der erste Ast I_2a, den die Trachea cephalica inferior (I_2) abgibt, ist ein sehr schwacher, welcher an den Musculus flexor mandibulae geht. Er entspringt lateral.

Der dritte Ast (I_2c) entspringt medial und umschlingt das Gehirn. Seine Enden verschwinden in der Pharynxmuskulatur. Er gibt über dem Gehirn einen feinen Ast $I_2c\alpha$ ab, der sich mit dem von der andern Seite kommenden entsprechenden Ast auf dem Körper des Unterschlundganglions vereinigt. An dieser Querkommissur beteiligen sich noch die beiden medial aus I_2 entspringenden Äste I_2b, so daß eine Figur zustande kommt, wie wir sie ähnlich auf dem Unterschlundganglion des Käfers kennen gelernt haben.

Der vierte Ast I_2d entspringt ebenfalls medial, er wendet sich nach vorn, verzweigt sich mehrfach und geht in die Oberlippe. Medial gibt er einen feinen Ast $I_2d\alpha$ ab, der den Rotator labii versorgt. Es ist sehr leicht möglich, daß diese Äste in die Unterlippe gehen. Ich habe sie in meinen Präparaten nicht bis dahin verfolgen können, doch vermute ich, daß sie die Unterlippe versorgen.

Der folgende Ast I_2e verläuft gerade nach vorn in die Maxille hinein. Er entspringt lateral.

Die beiden letzten Äste die I_2 abgibt, der sechste und siebente, (I_2f und I_2g) wenden sich nach den Augen hin. Und I_2g geht nach einer charakteristischen S- oder Z-förmigen Biegung in die Antenne. I_2g liefert noch einen kleinen medialen Ast $I_2g\alpha$ an den Extensor maxillae.

Vergleichen wir nun an Hand der Schemata Fig. 16*a* (Käfer) und 16*b* (Larve) den Verlauf der unteren Kopftrachee.

Der Ast I_2 verläuft beim Käfer gerade nach vorn, umschlingt von unten kommend das Gehirn und vereinigt sich über dem Oberschlundganglion mit dem großen Verzweigungskomplex. Bei der Larve ver-

läuft I_2, etwa so wie I_2c des Käfers. Mit andern Worten: der für den Käfer charakteristische Ast I_2 fällt bei der Larve weg, genau so, wie wir oben den Ast I_1 des Käfers vermißt haben. I_1 und I_2 bilden nun

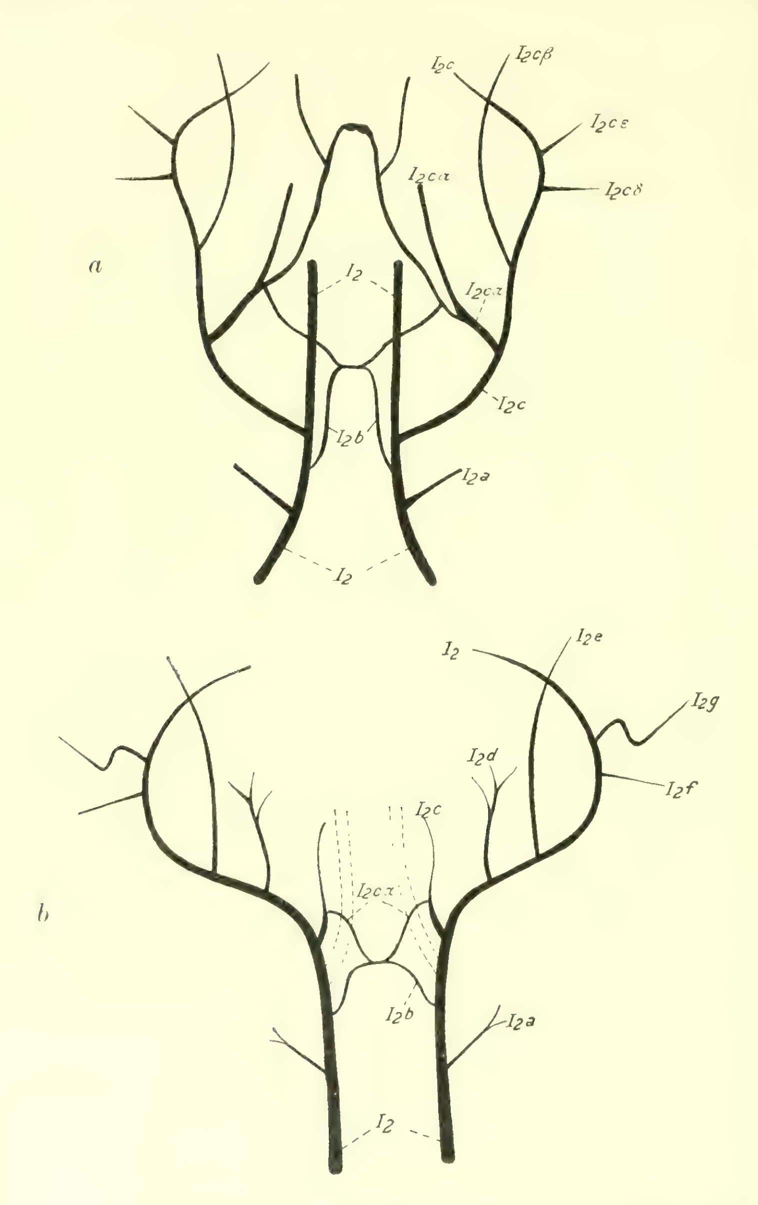


Fig. 16 *a* und *b*.

Schema zum Vergleich des Verlaufs der unteren Kopftrachee. *a*, Käfer; *b*, Larve

eigentlich die Verzweigung über dem Gehirn der Imago und ihr Fehlen bei der Larve macht es verständlich, daß wir hier ein Analogon des mächtigen Verzweigungskomplexes vergeblich suchen. Über den Grund dieses Wegfalls vermag ich mich nicht zu äußern; wenn man will, kann man die stärkere Ausbildung des Gehirns bei dem Käfer als bestimmend ansehen für die Ausbildung des Verzweigungskomplexes und mit ihr die größere Ausdehnung der Tracheen I_1 und I_2.

In Fig. 16*b* ist der dem Ast I_2 der Imago entsprechende gestrichelt eingezeichnet, trotzdem er ja, wie wir eben gesehen haben, bei der Larve fehlt. Er wurde nur deshalb angegeben um die gleich zu besprechenden Übereinstimmungen noch schärfer zu betonen.

Daß die Äste I_2a und I_2b des Käfers und der Larve sich entsprechen, bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung. Anders ist es mit I_2 der Larve. Wenn wir die Fig. 16*a* und 16*b* vergleichen, so finden wir, daß I_2 der Larve fünf Äste (I_2c, d, e, f, g) abgibt, während wir bei dem offenbar entsprechenden Ast des Käfers I_2c nur vier Äste ($I_2\alpha\beta$, δ u. ε) verzeichnet finden. Nun aber spaltet sich bei dem Käfer der Ast $I_2c\alpha$ in zwei Zweige, einen medialen und einen lateralen. Der mediale gibt wiederum medial einen Zweig ab, der mit I_2b zusammen die x-förmige Figur über dem Unterschlundganglion bildet.

Ebenso verhält sich I_2c der Larve. Hier wird von dem medialen Zweig von I_2c zusammen mit I_2b die Commissur über dem Unterschlundganglion gebildet. Es entspricht auch, wenn wir die gestrichelten Äste in Fig. 16*b* berücksichtigen I_2c der Larve dem Ast $I_2c\alpha$ des Käfers. I_2d der Larve geht in die Oberlippe und liefert einen medialen Ast der die Rotatores labii versorgt und der vermutlich sich dann zur Unterlippe wendet. Der laterale Ast von $I_2c\alpha$ des Käfers geht ebenfalls in die Oberlippe und der mediale setzt sich bis in die Unterlippe fort.

Fassen wir alle Charakteristika von I_2c und I_2d der Larve zusammen, so ergeben sich die Charakteristika für die beiden Zweige von $I_2c\alpha$ des Käfers. Oder wenn ich mich so ausdrücken darf: Allem Anschein nach haben die beiden getrennten Äste I_2c und I_2d der Larve bei dem Käfer eine gemeinsame Wurzel $I_2c\alpha$. Der Vergleich scheint gesucht zu sein, allein die Tatsachen sprechen so deutlich, daß ich darauf hinweisen mußte.

Die drei folgenden Äste setzen nun dem Vergleich keine Hindernisse entgegen. $I_2c\beta$ des Käfers entspricht I_2e der Larve: es sind in beiden Fällen die Tracheen der Maxillen.

$I_2c\varepsilon$ der Ramus ophthalmicus inferior des Käfers entspricht I_2f,

der Augentrachee der Larve. Es kann hier vielleicht die gestörte Reihenfolge Anstoß erregen. Denn bei dem Käfer entspringt die Augentrachee nach der Antennentrachee und umgekehrt bei der Larve. Doch erscheint mir dieser Umstand von untergeordneter Bedeutung zu sein.

I_2g und $I_2c\delta$ sind in beiden Fällen die Tracheen der Antennen.

Und endlich I_2c selbst geht bei dem Käfer in die Mandibel ebenso wie I_2 der Larve.

Überblicken wir noch einmal das Ganze, so konnten wir im Körper des Käfers und der Larve eine Übereinstimmung des Tracheensystems finden, die sich auf die Längs- und Querstämme gründen ließ. Es braucht das nicht weiter Wunder zu nehmen, denn im ganzen Insektenreich ist — man könnte fast sagen — das Schema der Tracheen Längs- und Querstämme allgemein verbreitet.

Im Kopf konnten wir weitgehende Übereinstimmungen des Tracheenverlaufes bei Larve und Imago feststellen. Wenn auch Verschiedenheiten zu konstatieren waren, so sind sie doch, wie ich glaube, weniger stark ins Gewicht fallend, als die Übereinstimmungen. Die hauptsächlichste Verschiedenheit ist die, daß bei der Larve Fortsetzung der Äste I_1 und I_2 in Wegfall kommt und somit auch die auffallende Verzweigung über dem Gehirn wie sie beim Käfer besprochen wurde. Demgegenüber konnten wir eine Parallele ziehen zwischen den Zweigprodukten der Tracheen I_1 und I_2 des Käfers und den entsprechenden Ästen im Kopf der Larve.

Zum Schluß möchte ich auch hier meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Korschelt herzlich danken für das stets rege Interesse an dieser Untersuchung.

Marburg, im Juni 1911.

Literaturverzeichnis.

E. Bade, Aus dem Leben des Gelbrands. Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde. 13. Jahrg. Heft 1. 1902.

— Das Süßwasseraquarium. 3. Aufl. 1909.

H. Blunck, Über die Morphologie der Larve von Dytiscus marginalis. (Noch nicht veröffentlicht; war dem Verfasser im Manuskript zugänglich.)

K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.

O. Krancher, Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.

Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. Paris 1838.

K. Lampert, Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1899.

Fr. Meinert, Vandkalvelaverne (Larvae Dytiscidarum). Danske Vidensk. Selsk Skrifter. Bd. IX. 1901.

P. Portier, Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. Comptes rendus hebdomaires des séances et mémoires de la Société de Biologie. Tome LXVI. 1909.

H. Rungius, Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

Ig. Ch. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Eleutherata. Bd. I. Kjöbnhavn 1840.

Erklärung der Abkürzungen.

ant₂, Antenne;
cu, Cuticula;
f, Falte der Stigmengrube
ft, Fettkörper;
gi, Ganglion infraoesophageum;
go, Ganglion opticum;
gs, Ganglion supraoesophageum:
gst, Stylusgelenk;
htr, Haupttrachee;
hy, Hypodermis;
ivm, Insertionsstelle des Verschlußmuskels;
la, Lamellöse Ränder des letzten Stigmenpaares;
lab, Unterlippe;
labr, Oberlippe;
max, Maxille;
md, Mandibel;
msth, Mesothorax;
mth, Metathorax;
o, Stigmenöffnung;
pth, Prothorax;
r, Stigmenrand;
st, Stigma;
stg, Stigmengrube;
styl, Stylus;
tr, Trachee;
uvm, Ursprung d. Verschlußmuskels;
vb, Verschlußband;
vbl, Verschlußbügel;
vh, Verschlußhebel;
vk, Verschlußkegel;
vm, Verschlußmuskel.

Erklärung der Abkürzungen der Muskulatur im Kopf der Larve (Fig. 14).

ean, Musculus extensor antennae;
emd, Musculus extensor mandibulae;
emx, Musculus extensor maxillae;
fan, Musculus flexor antennae;
fmd, Musculus flexor mandibulae;
fmx, Musculus flexor maxillae;
rtld, Musculus rotator labii dexter;
rtls, Musculus rotator labii sinister.

Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt.

Von

Fritz Gutheil.

(Aus dem zoologischen Institut Marburg.)

Mit 69 Figuren im Text.

Inhalt.

1. Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden zur Klärung der Morphologie des Darmsystems, d. h. des Darmkanals mit der in ihn mündenden umfangreichen Mitteldarmdrüse der Unioniden unternommen, wobei vor allem unsre Teichmuschel (*Anodonta cellensis*) als Untersuchungsobjekt diente. Nach Möglichkeit wurde dahin gestrebt, alle Teile des Darmsystems gleichmäßig zu behandeln und nicht ins Einzelne zu gehen, um Ungleichmäßigkeiten in der Bearbeitung des Gegenstandes zu vermeiden. Es sei dies von vornherein hervorgehoben, um dem Vorwurf zu begegnen, daß einzelne Fragen hätten weiter verfolgt werden sollen. Die Versuchung hierzu war an einzelnen Stellen sogar eine recht große, wie z. B. bei dem Wimperapparat, der Beteiligung phagocytärer Vorgänge am Verdauungsprozeß, weiter bei der Frage nach der Bedeutung des Kristallstieles usf., jedoch erschien es mir richtiger und der mir obliegenden Aufgabe mehr entsprechend, alle Bestandteile des Darmsystems der Untersuchung zu unterwerfen, was andernfalls bei der mir zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich gewesen wäre. Um Wiederholungen bei den einzelnen Abschnitten, in die sich die Darstellung gliedern soll, zu vermeiden, soll hier ein ausführlicheres Eingehen auf das bisher Bekannte unterbleiben. Abgesehen von den zumeist recht kurzen Schilderungen in den Lehrbüchern, ist meines Wissens eine zusammenfassende Darstellung vom Darmsystem der Lamellibranchier bisher nicht gegeben worden. Die darauf bezügliche Literatur zerfällt hauptsächlich in vier größere Gruppen. In die erste würden gehören eben jene zusammenfassenden allgemeinen Ausführungen in den Lehrbüchern (außer den gebräuch-

lichsten seien nur erwähnt Vogt und Yung, Lang, Ray Lankaster, Perrier u. a.). Zweitens haben sich bekanntlich die Typhlosoliszellen des Darmes von *Anodonta* als typische Wimperzellen mit konvergenten Faserwurzeln seit der berühmten Engelmannschen Arbeit zu einem sehr beliebten Untersuchungsobjekt für Wimperzellen herausgebildet. Mit diesem Objekte, das die Vorzüge leichter Beschaffbarkeit, außergewöhnlicher Größe und recht klarer Ausbildung aller einzelnen Teile des Wimperapparates in sich vereinigt, haben sich nach Engelmann eingehender beschäftigt: Apathy, Peter, v. Lenhossek u. a. und in neuer Zeit Ehrhard und Kolacev. Hinter dieser Gruppe dürfte die dritte kaum zurückstehen, die die umfangreiche Literatur über den Kristallstiel der Lamellibranchier umfaßt. Obwohl jedoch seit der Entdeckung dieses eigenartigen Gebildes (1686) mehr als 200 Jahre verflossen sind, ist es uns bis heute nicht möglich, ein allgemein angenommenes, unangreifbares Urteil über seine Bedeutung abzugeben. Es liegt in der Natur dieser Untersuchungen, daß von den mehr unter morphologisch-physiologischen, oder mehr physiologisch-chemischen Gesichtspunkten, unter denen die vorhandenen Arbeiten abgefaßt sind, hier hauptsächlich die Untersuchungen der ersteren Art in Frage kommen, so vor allem als letzte die von S. B. Mitra, zumal diese sich hauptsächlich mit dem Kristallstiel von *Anodonta* befaßt. Auf diese, wie mir scheint, bedeutendste Arbeit über den Kristallstiel stützt sich auch vorwiegend die Zusammenfassung von W. Biedermann in dem Wintersteinschen Handbuche der Physiologie. Schließlich würden wir der letzten Gruppe die Literatur über die Mitteldarmdrüse zuweisen, die an der betreffenden Stelle ausführlicher zu behandeln ist.

Im Gegensatz zu der umfangreichen Literatur über die Darmflimmerzelle und über den Kristallstiel sind unsre Kenntnisse über die eigentlichen Verdauungsvorgänge, d. h. über die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung durchaus lückenhaft. Darüber findet sich bei W. Biedermann die Bemerkung (S. 1024): »Unsre derzeitigen Kenntnisse von den Ernährungsverhältnissen der Muscheln sind noch so unvollständig, daß es ganz unmöglich erscheint, auch nur ein einigermaßen abgerundetes Bild davon zu geben.«

2. Material und Methoden.

Als spezielles Objekt dienten in einem Altwasser der Lahn in reichlichen Mengen vorkommende Teichmuscheln, die als *Anodonta cellensis* bestimmt wurden. Von den Tieren, die in ausgewachsenem

Zustande eine ungefähre Länge von 12—14 cm hatten, wurden je nach der Art der Verwendung kleinere oder größere Exemplare ausgewählt, für die Präparation des Darmkanals indessen stets die größten Tiere. Da die Präparation des Darmkanals bei der üblichen Linksorientierung die ohnehin großen Schwierigkeiten noch verstärkt, so habe ich mich auf die Präparation bei Rechtsorientierung beschränkt, zumal auch fast alle Abbildungen des Darmkanals in dieser Weise gegeben sind. Allen Versuchen, die Präparation durch Maceration oder auch Injektion zu erleichtern, zog ich auf die Dauer die Präparation am frischen Tiere vor, zunächst durch vorsichtiges Abheben des Fußepithels, soweit es den Darm bedeckt, dann durch ganz allmähliches Zerzupfen des Bindegewebes und der den Eingeweidesack durchsetzenden Muskelfasern. Dabei machte ich die Erfahrung, daß Tiere mit reifen Eiern der Präparation am wenigsten Schwierigkeiten bereiteten.

Langwieriger als die Präparation des Darmkanales ist die des Magens, einmal wegen der ihn allseitig umgebenden Mitteldarmdrüse und dann wegen der Leberöffnungen, an denen ein Einreißen meist unvermeidlich ist. Aber auch bei exakter Präparation des Magens ist das entstehende Bild, der mannigfachen Verzerrungen halber, durchaus nicht den wahren Verhältnissen entsprechend. Infolgedessen versuchte ich, um die genauere Form des Magens feststellen zu können, mit gutem Erfolge Eingüsse mit Alabastergips, die nach dem Erhärten und Abpräparieren der sich glatt ablösenden Magenschleimhaut, nicht nur ein genaues Abbild der Magenform gaben, sondern auch zum Teil mit großer Deutlichkeit alle Erhöhungen und Vertiefungen der Magenschleimhaut erkennen ließen. Der Einwand, daß diese Injektionen infolge Verzerrungen usw. ein Kunstprodukt darstellen könnten, erledigt sich durch die vollkommen genaue Übereinstimmung der von mir auf diese Art angefertigten zahlreichen Gipsausgüsse und auch dadurch, daß etwa durch Druck zuviel hineingekommene Gipsmasse durch beide Öffnungen wieder austreten konnte.

Mit geringerem Erfolg versuchte ich auf die gleiche Weise die Höhlung des übrigen Darmkanals nachzuformen. Die Versuche scheiterten, vermutlich an den starken Windungen des Darmes. Später wurden versucht zur Kontrolle der Gipseingüsse auch solche mit einer Mischung von Paraffin von 40° Schmelzpunkt mit Zinnober. Hier drang die Injektionsmasse bis in die feinsten Leberverzweigungen ein. Durch Maceration in Kalilauge ließen sich die umgebenden Lebermassen ohne Beschädigung leicht vollständig entfernen. Der größeren Haltbarkeit wegen wurde indessen den Gipsinjektionen der

Vorzug gegeben. Im übrigen zeigten beide Arten vollkommene Übereinstimmung.

Zum Studium der Histologie des Darmkanals konservierte man möglichst kleine Stückchen des ganzen Darmkanals entweder ganz, um ein vollständiges Querschnittsbild zu erhalten oder aufgeschnitten zum besseren Eindringen der Konservierungsflüssigkeit mit FLEMMINGschem Gemisch, d. h. mit Chrom-Osmium-Essigsäure in starker Lösung und färbte teils mit Eisen- Hämatoxylin nach HEIDENHAIN unter verschiedener Differenzierung, teils mit Safranin. Von Doppelfärbungen wurde auf die Dauer abgesehen, da nach meinen Erfahrungen dadurch die Klarheit des Bildes beeinträchtigt wurde. Da die Färbung nach HEIDENHAIN alle Einzelheiten scharf hervortreten läßt, die Safraninfärbung jedoch die Kernverhältnisse deutlicher erkennen läßt, so wurden die Beobachtungen aus beiden Färbungen kombiniert und hatten um so eher eine Gewähr dafür, Mißdeutungen in den nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten auszuschließen.

Sehr kleine Tiere wurden nach Konservierung mit ZENKERscher Lösung in Serienschnitte zerlegt. Allerdings blieb beim ganzen Tier infolge der Ungleichartigkeit der Gewebe die Konservierung bedeutend hinter der der einzelnen Darmstückchen zurück. Die Konservierung des Kristallstiels bereitete, von der immerhin beträchtlichen Kontraktion abgesehen, keine Schwierigkeiten. Mit gleichem Erfolge wurden verwandt Sublimat FLEMMINGsches, ZENKERsches Gemisch u. a. Die Mitteldarmdrüse schließlich untersuchte ich hauptsächlich entsprechend den Angaben W. BIEDERMANNS über die Gastropodenleber an Schnitten durch in Alkohol gehärtetes Material. Daneben verwandte ich Sublimat, FLEMMINGsche Lösung und ergänzte die Beobachtungen durch Zerzupfen lebenden Gewebes auf dem Objektträger.

I. Der Darmkanal.

1. Verlauf und Lagerung des Darmkanals.

a. Äußerer Verlauf.

Nach sorgfältiger Präparation und unter Kombination mit den von mir angefertigten Gipsausgüssen ergibt sich nun über den Verlauf des Darmkanals folgendes Bild: (vgl. Fig. 1, in der Schale, Mantel und Kiemen der rechten Seite entfernt sind und der Herzbeutel aufgeschnitten ist. Das den Darm umgebende Gewebe mit den Geschlechtsorganen ist vollständig entfernt, die Leber nur angedeutet). Der Darmkanal beginnt zwischen Fuß und vorderem Adductor mit

einer völlig unbewehrten, von vorn nach hinten zusammengedrückten Mundöffnung, die einen queren Spalt bildet und in welche die Velar-

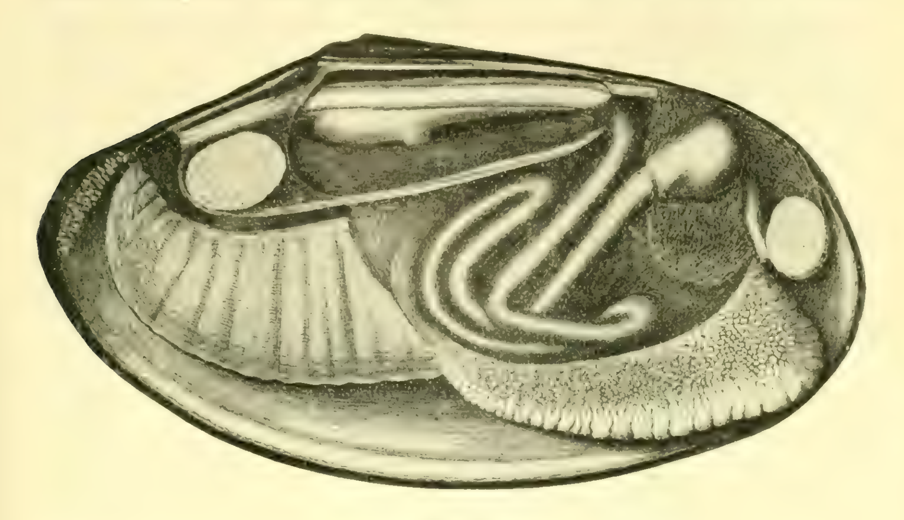


Fig. 1.

Anodonta. Darmkanal total. Rechte Schale, Mantel und Kiemen entfernt. Herzbeutel aufgeschnitten.

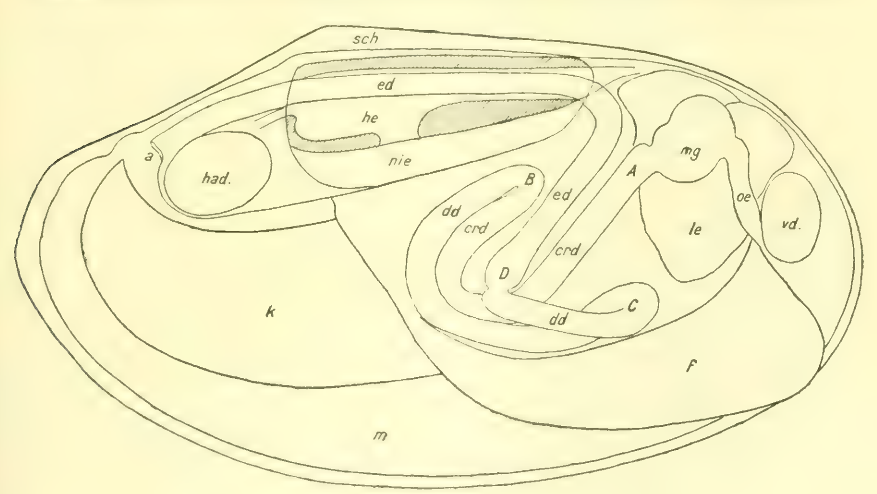


Fig. 1*a*.

Erklärung der Fig. 1: *a*, After; *crd*, Kristallstieldarm (*A* bis *B*); *dd*, Dünndarm; (*B*—*C*—*D*) *ed*, Enddarm; *f*, Fuß; *had*, hinterer Adductor; *he*, Herz; *k*, Kieme; *le*, Leber; *m*, Mantel; *mg*, Magen; *nie*, Niere; *oe*, Oesophagus; *sch*, Schale; *vd*, vorderer Adductor.

lappen zu beiden Seiten die aufgenommenen Nahrungspartikelchen hineinstrudeln. An die Mundöffnung schließt sich ein kurzer, im Querschnitt ellipsenförmiger Oesophagus an. Der beigegebene schema-

tische Längsschnitt durch den Oesophagus eines jungen Tieres (Fig. 2) zeigt dessen Lagerung zu den ihn umgebenden Organen. Zugleich läßt das Schema erkennen, daß die Mündung des Oesophagus etwas nach außen vorgestülpt ist. Diese lappigen Fortsätze gehen in senkrechter Richtung zu der Schnittfläche unmittelbar in die Velarlappen über.

Durch den vorderen Rückziehmuskel des Fußes, der den Fuß ungefähr in der Richtung nach dem vorderen Adductor zurückzieht, wird ein fester Verschluß des Oesophagus durch den Fuß einerseits, den vorderen Adductor anderseits ermöglicht. Dadurch ist der Oeso-

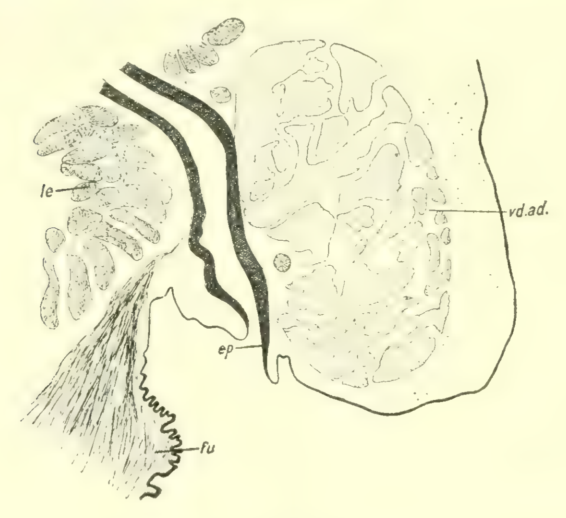


Fig. 2.

Längsschnitt durch den Oesophagus. *ep.* Epithel; *fu.* Fuß; *le.* Leber; *vd.ad.* vorderer Adductor.

phagus in der Ruhelage in der Längsrichtung des Tieres zusammengefalten.

Nach einer scharfen Verengerung (Fig. 1) und unter Umbiegen um beinahe einen rechten Winkel erweitert sich der Darmkanal zu dem ansehnlichen Magen, der ganz auf beiden Seiten von der umfangreichen, beim lebenden Tier braungrün gefärbten Leber umhüllt ist und mit seiner größeren Achse in der Längsrichtung des Tieres liegt. Die genauere Magenform wird weiter unten ausführlicher besprochen. Unter einer abermaligen Umbiegung gegen den Fuß hin verengert sich der Darmkanal wieder und biegt unter Beibehaltung des von nun ab überall gleich großen Querschnittes in etwa halbkreisförmigem Bogen um, um dann mit einem scharfen Knick (Fig. 1 *B*) rückwärts zu laufen, dicht neben dem eben beschriebenen Bogen entlang. Unter

kleiner Überschneidung macht er an der in der Fig. 1 mit *C* bezeichneten Stelle in der Nähe des Pedalganglions nochmals eine scharfe Wendung. An der mit *D* bezeichneten Stelle erfährt der sich sonst ungefähr gleichbleibende Darmquerschnitt plötzlich eine äußerlich wahrnehmbare, verhältnismäßig starke Vergrößerung, die indessen gegen den Austritt aus dem Eingeweidesack hin kontinuierlich bis zur ursprünglichen Größe wieder abnimmt. Unter etwas mehr als einem rechten Winkel tritt alsdann der Darmkanal beim Austritt aus dem Eingeweidesack schräg von unten in den Herzbeutel und das Herz ein, durchbohrt es der ganzen Länge nach, indem er dann frei im Herzlumen liegt und tritt nunmehr oberhalb der hinteren Aorta, die sich bald in zwei Äste gabelt, wieder aus dem Herzen aus. Am oberen Rande des hinteren Schließmuskels entlang laufend, mündet er darauf ohne wesentliche Erweiterung auf einer Papille am hinteren Ende des Adductors durch den After aus, der in der Ruhelage eine durch Fältchenbildung der Darmwand verengerte Mündung zeigt.

Die vom Verlauf des Darmkanals gegebene Darstellung ist als durchaus konstant zu bezeichnen. Bei einer ganzen Anzahl von Tieren, die ich sorgfältiger präparierte und einer noch größeren Anzahl, bei denen ich den Verlauf des Darmkanals durch einfaches Aufschneiden der Darmschlingen verfolgte, ist mir stets dieselbe Konstanz entgegengetreten. Dies sei deshalb besonders hervorgehoben, weil Vogt und Yung in ihrem Lehrbuche angeben (S. 746): »Gewöhnlich schließt die eine Schlinge die andre ein, jedoch haben wir auch eine über der andern getroffen, wie wir es in Fig. 338 gezeichnet haben.« Bei der von mir beobachteten großen Konstanz auch der einzelnen Teile in ihrer Lagerung, ist eine so schwerwiegende Abweichung, wie sie Vogt und Yung angeben (vgl. Fig. 338), schon an und für sich unwahrscheinlich.

In Übereinstimmung mit den von H. Schwanecke bei seinem Studium der Circulationsorgane gemachten Beobachtungen ließ sich über die Konstanz der Lagerung folgendes feststellen: Verbindet man die in Fig. 1 mit B und *C* bezeichneten Stellen durch eine grade Linie, so trifft diese den gegen den Fuß hinabsteigenden Mitteldarm in einer ganz bestimmten Höhe (vgl. Fig. 1*a*) und schneidet ihn unter demselben immer wieder beobachteten Winkel.

Bei dieser Gelegenheit sei mir ferner noch eine kurze Bemerkung über die in den Lehrbüchern zu findenden Abbildungen gestattet. Die einzige mir bekannt gewordene Abbildung, die mit der von mir gegebenen genau in allen Teilen (vom Magen abgesehen) übereinstimmt, ist die von A. Langer in seiner Arbeit über das Gefäßsystem der Teich-

muschel. Zu einem Bilde, in dem er die Darmschlingen weiter voneinander entfernt eingezeichnet hat als in Fig. 1, aber trotzdem näher zusammen als in den betreffenden Abbildungen in den Lehrbüchern (Lang, Kükenthal, Claus, R. Hertwig) gibt er ausdrücklich an, daß er die Darmschlingen zur besseren Darstellung des Blutgefäßsystems etwas auseinandergezogen habe. In den erwähnten Abbildungen sind also die Darmschlingen mehr oder weniger stark auseinandergezogen, oder der Darm ist im Verhältnis zur Größe der Muschel etwas zu dünn angegeben.

Man könnte einwenden, daß die Kontraktions- und Ausdehnungsbewegungen des Fußes auf die Lagerung des Darmkanals Einfluß hätten. Dagegen spricht mir einmal meine Beobachtung, indem ich sowohl beim kontrahierten, wie beim ausgedehnten Fuß dieselben Verhältnisse fand, anderseits die Überlegung, daß die Darmschlingen in dem Gewebe des Eingeweidesackes, d. h. dem massigen Ovarium bzw. Hoden und den ihn durchsetzenden Muskelfasern so fest eingebettet liegen, daß eine auch nur geringe Verlagerung des Darmes ausgeschlossen erscheint. In der Tat ist der bei Anschwellung des Fußes sich so mächtig ausdehnende Teil von dem Gewebe, in das der Darm eingebettet liegt, deutlich erkennbar abgesetzt (s. Fig. 1) und er allein dehnt sich aus und kontrahiert sich. Als charakteristisch möchte ich noch erwähnen einmal die, wenn auch unbedeutende Überschneidung in der Nähe des Pedalganglions und den engen Zusammenhang der von der Stelle *B* aus nebeneinander herlaufenden Darmschlingen. Nur unter ganz vorsichtiger Präparation ließ sich an dieser Stelle ein Voneinandertrennen der beiden Schlingen ohne Verletzung ermöglichen.

b. Genauere Form der einzelnen Abschnitte.

Was die Form des Magens anbetrifft, so wurde schon erwähnt, daß eine befriedigende Präparation des Magens mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Zudem ist die äußere Form des Magens weit weniger instruktiv als die innere, da durch das Bindegewebe nach außen hin eine Ausgleichung der Erhöhungen und Vertiefungen erfolgt und infolgedessen sich die Strukturen des Magens nur bei der Betrachtung von innen feststellen lassen. Ich gebe daher ein Bild vom Mageninnern, wie es sich nach den übereinstimmenden Gipsausgüssen darbietet. Fig. 3 entspricht der Magenform bei Linksorientierung, Fig. 4 bei Rechtsorientierung. Beide zeigen ziemlich vollständig den Oesophagus und ein Stück des Mitteldarms (Fig. 3 u. 4 *oe* bzw. *crd*). Bemerkenswert ist eine Falte, die sich in mächtiger Ausdehnung und

spitz zulaufend (*fa*) über den Magen gewissermaßen herüberwölbt, wobei sie über eine starke Einbuchtung in den Magen herübergreift. Betrachten wir diese Magenfalte etwas genauer, so erkennen wir an der stark vergrößerten nach einem Gipsabguß angefertigten Zeichnung folgendes (Fig. 5): Wir beobachten wieder wie in Fig. 3 den starken halbkugelförmigen Wulst, der hier im Negativ natürlich als Vertiefung auftritt und bemerken einen weiteren Wulst bzw. Vertiefung, der sich an der übergewölbten Darmfalte entlang zieht. Von diesem Wulst aus nach oben ist das Epithel des Magens in senkrecht dazu gestellte kleine Falten gelegt. Alle diese Verhältnisse habe ich, das gilt auch für das folgende, durchweg konstant gefunden, sowohl am aufgeschnittenen Magen des frischen Tieres, als auch sehr deutlich an meinen Gipsausgüssen. Ferner ist hier zu erkennen die starke Verengerung des Darmquerschnitts vor allem beim Austritt aus dem Magen (Fig. 3 u. 4), aber auch beim Eintritt (Fig. 4). Der austretende Darm weist ferner eine starke längsverlaufende Rinne auf, welcher der weiter unten zu besprechenden größeren Typhlosolis dieses Darmabschnittes entspricht. Irgendeine Symmetrieebene läßt sich für den Magen nicht aufstellen, wir haben ein vollständig asymmetrisches Gebilde vor uns. Das gilt auch in bezug auf die Anzahl der Leberöffnungen.

Darüber sagen Vogt und Yung: »Der Magen wird von der Leber umgeben, welche die von ihr abgesonderte Flüssigkeit durch wenigstens vier Ausführungskanäle in die Höhlung des Organs ergießt.«

Vogt und Yung sagen dies von *Anodonta*. Allgemein sagt Biedermann (S. 1025): »Der Magen liegt zwischen der zweilappigen Lebermasse eingebettet, die durch wenigstens vier Ausführungsgänge ihr Secret in den Magen ergießt.« Da W. Biedermann sich auch an andern Stellen auf Vogt und Yung bezieht, so möchte ich glauben, daß auch diese Angabe mit der bei Vogt und Yung zusammenhängt. Demgegenüber habe ich bei *Anodonta* stets drei und nur drei Leberöffnungen feststellen können, sowohl am aufgeschnittenen frischen Magen, als auch immer wieder mit derselben Konstanz an meinen Gipsausgüssen (s. Fig. 3 u. 4), wo sie als Fortsätze auftreten. Langer gibt ebenfalls drei Leberöffnungen an.

Die beiden größeren dieser Leberöffnungen liegen ventral in einigermaßen symmetrischer Anordnung. Fig. 3 läßt davon eine erkennen, die andre liegt verdeckt (s. auch Fig. 4). Mehr dorsal immer an derselben bestimmten Stelle findet sich die etwas kleinere dritte Lebermündung (*loe* 3), die gleich hinter dem Eintritt in den Magen sehr scharf umbiegt, so wie ich es in Fig. 3 anzudeuten versucht habe.

Bemerkenswert ist, daß sich der auf der linken Seite des Tieres gelegene Lebergang gleich hinter der Mündung in zwei größere Äste gabelt (s. Fig. 3). Möglicherweise beruht darauf die abweichende Angabe Vogt und Yungs, doch muß betont werden, daß diese beiden allerdings großen Verzweigungen stets gemeinsam in den Magen einmünden. Da embryonal nur zwei Leberöffnungen angelegt werden, so muß die dritte irgendwie auf einem späteren Stadium entstehen. Über diese Differenz zwischen embryonalem und definitivem Zustand sagt Ray Lankaster (S. 220): "The hepatic orifices leading into the alimentary canal are often multiple, even in some Protobranchia, but in development and in many adult forms there are only two more or less symmetrical orifices. As a result of specialisation, these larval apertures may multiply, and various numbers are found in adult forms".

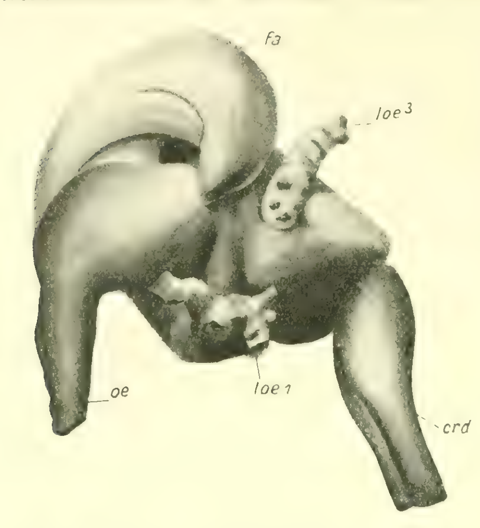


Fig. 3.

Magen von der linken Seite. *crd*, Kristallstieldarm; *fa*, Magenfalte; *loe*, Leberöffnung; *loe1*, linker Lebergang in zwei Äste gegabelt; *loe3*, dorsaler Lebergang; *oe*, Oesophagus.

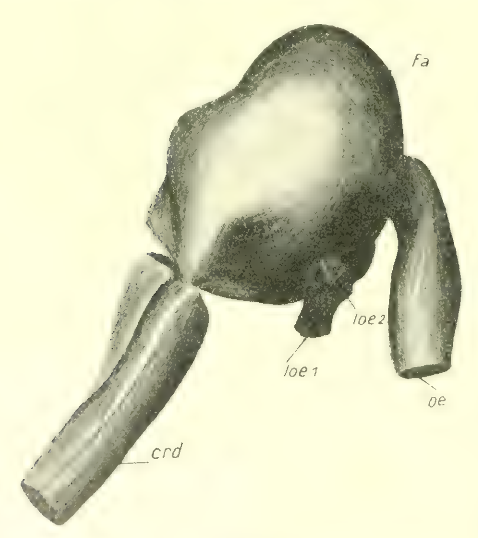


Fig. 4.

Magen von rechts. Bezeichnungen wie in Fig. 2. *loe2*, Lebergang der rechten Seite.

Der ventrale Teil des Magens, der in den Fig. 3 und 4 nicht zur Anschauung gelangt, wurde in Fig. 6 nach dem lebenden Objekt gezeichnet, nachdem die ganze dorsale Hälfte des Magens entfernt war. Das Bild zeigt wieder die beiden größeren ventral gelegenen Leberöffnungen. Die dritte ist mitsamt der oberen Magenhälfte

entfernt. In den Magen frei hinein ragt aus dem Dünndarm der sogenannte Kristallstiel, dessen vorderes Ende durch Nahrung in Auflösung begriffen ist. Ihm ist ein besonderes Kapitel zu widmen. Unweit von den beiden Leberöffnungen nimmt ein starker Wulst (Fig. 6 *wu*) seinen Anfang, der sich unmittelbar in den Darm hinein fortsetzt und uns dort als Typhlosolis wieder begegnen wird. Die linke Leberöffnung (in der Figur! [6]) liegt in der Verlängerung einer ausgeprägten Rinne, die in eine besondere noch öfter besprochene Falte des Dünndarms hineinführt. Dasselbe gilt von der rechten Leberöffnung, nur sind die Verhältnisse weniger stark ausgeprägt. Hier führt die Rinne hinein in die später noch öfter zu erwähnende Kristallstielfalte.

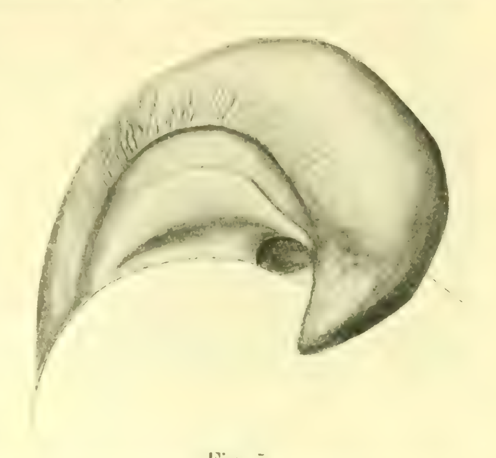


Fig. 5.
Magenfalte, stärker vergrößert, um die gröberen Strukturen des Epithels zu zeigen.

Als eigenartiges Gebilde fand sich stets noch im Magen auf dem in Fig. 3 und 5 sichtbaren Wulst, über den sich die erwähnte Magenfalte herüberlegt, ein S e c r e t b e l a g von ziemlich konstanter Form, über den in der Literatur keine Angabe gefunden wurde. In starker Vergrößerung ist er in Fig. 7 zur Darstellung gebracht. Er besteht im wesentlichen aus einem halbhohlkugelförmigen Abschnitt, an den sich ein mehr flächenhafter Teil ansetzt, der indes weniger konstant ist. Immer fand sich der hohlkugelförmige Abschnitt auf dem Wulst der Magenwand aufgelagert, der in Fig. 6 in allerdings etwas verzerrter Lage durch das Knötchen rechts (Fig. 6 *kn*) zum Ausdruck kommt. Über die Bedeutung des Gebildes möchte ich mich jeder Vermutung enthalten. Immerhin bemerkenswert ist es indessen, daß er sich gerade

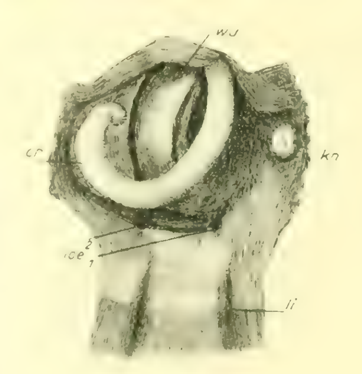


Fig. 6.
Magen, ventraler Teil; den ventralen Wulst und den Kristallstiel zeigend. *cr*, Kristallstiel; *lor*, Leberöffnungen; *kn*, halbkugeliger Wulst; *li*, Grenzlinie zwischen hohen und niedrigen Zellen.

an der Stelle findet, wo eine verstärkte Einrichtung zur Formerhaltung des Magens am zweckmäßigsten erscheint. Einen Schnitt durch diese Region stellt Fig. 8 dar. Dem Epithel sieht man den Secretbelag in mächtiger Ausdehnung und deutlicher Schichtung entsprechend der Absonderung unmittelbar aufliegen. Auf die Form der Zellen, die den Secretbelag absondern, komme ich weiter unten noch einmal zurück.

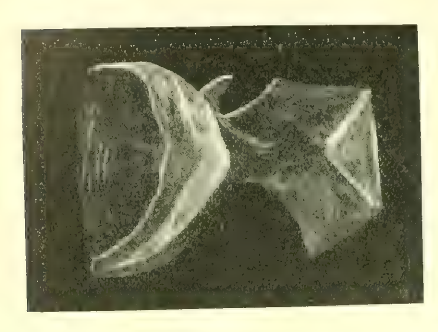


Fig. 7.
Secretbelag aus dem Magen, sehr stark vergrößert. Rechter Abschnitt wenig konstant.

Ehe wir dazu übergehen, die typischen Querschnittsbilder durch den Darm zu besprechen, sollen an dieser Stelle für alles folgende die Bezeichnungen für die verschiedenen Darmabschnitte, (Oesophagus und Magen ausgenommen), festgelegt werden. Aus Gründen, die teils aus dem vorhergehenden, teils aus dem folgenden hervorgehen, bezeichne ich den Darm von A bis B als »Kristallstieldarm« (Fig. 1) von B bis D als »Dünndarm« von D bis zum After als »Enddarm«.



Fig. 8.
Schnitt durch Magenepithel und Secretbelag. Sehr hohe zylindrische Epithelzellen.

Ein beinahe schematischer Querschnitt durch den Kristallstieldarm ist in Fig. 9 wiedergegeben. Das Bild ist vom Magen aus gesehen und zeigt eine ganz charakteristische Einteilung des Querschnittes in drei Teile: erstens in die beiden Typhlosolen, eine größere ventrale und eine kleinere dorsale, zweitens in die rechts gelegene Kristallstielfalte, die hier einen quergeschnittenen Kristallstiel zeigt, der nur infolge seiner starken Schrumpfung den Querschnitt der Falte nicht mehr ganz ausfüllt und eine links gelegene kleinere Falte, die wir im Einklang mit Mitra aus später zu erwähnenden Gründen mit »Nahrungsrinne« bezeichnen wollen.

Trotz seiner eigenartigen Form konnte ich durch Vergleich einer Anzahl solcher Querschnittsbilder von kleineren und größeren Tieren unbedingte Konstanz beobachten. Besonders ist der Querschnitt der Kristallstielfalte, die dazu dient, den bei *Anodonta* sehr umfangreichen Kristallstiel aufzunehmen, stets streng kreisförmig. Konstant ist auch trotz seiner eigenartigen Form das Querschnittsbild der

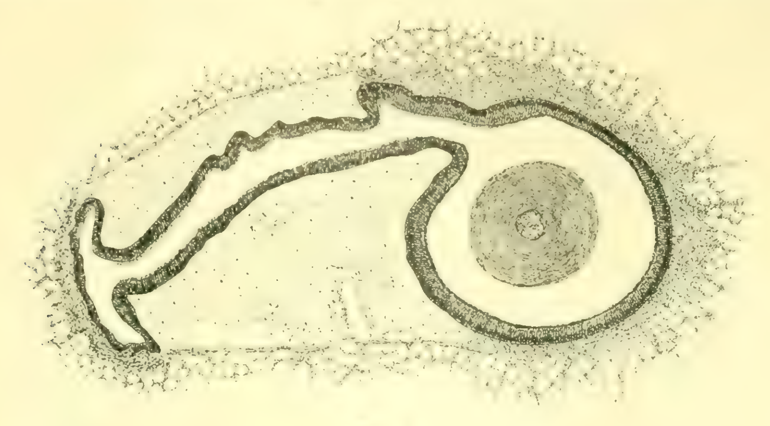


Fig. 9.
Querschnitt durch den Kristallstieldarm mit einliegendem Kristallstiel. Ventrale größere und dorsale kleinere Typhlosolis. Kreisförmiger Querschnitt der Kristallstielfalte.

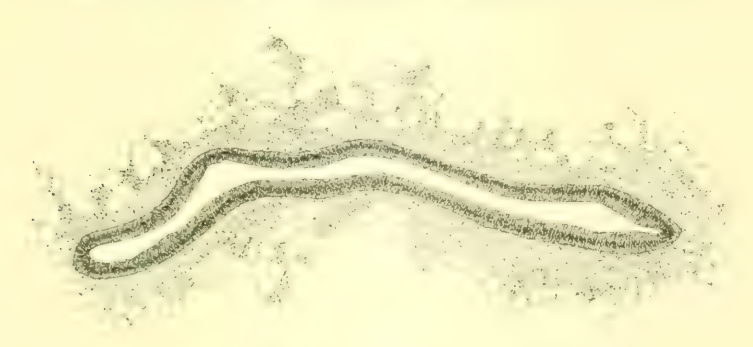


Fig. 10.
Querschnitt durch den Dünndarm. Wie bei Fig. 9 kontinuierlicher Übergang des Bindegewebes in ein lacunäres Gewebe.

größeren Typhlosolis mit ihrer Einbuchtung nach der Seite des Kristallstieles hin, um diesem genügenden Halt gewähren zu können. Dieses Querschnittsbild erleidet in dem ganzen Kristallstieldarm keine Veränderung, erstreckt sich also bis zu dem ersten scharfen Knick des Darmkanals (Fig. 1 *B*). Damit ist auch schon gesagt, daß der Kristallstiel unter Umständen sich bis dorthin erstrecken kann; und so gibt

die Länge des Kristallstieldarmes ein ungefähres Maß für die maximale Länge des Kristallstieles. Darauf, sowie auf die histologischen Besonderheiten dieses Darmabschnittes wird noch ausführlicher zurückzukommen sein.

Der sich an den Kristallstieldarm anschließende Dünndarm zeigt in seiner Gestaltung keine bemerkenswerten Verhältnisse (s. Fig. 10). Wir haben hier ein einfaches Rohr vor uns, ohne jede Typhlosolis. Wie schon erwähnt, erstreckt sich dieses einzige typhlosolisfreie

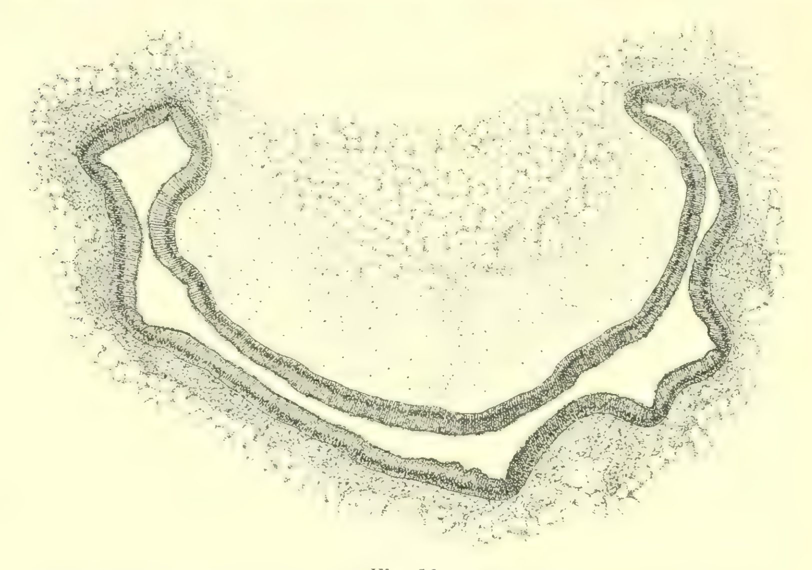


Fig. 11.
Querschnitt durch den Enddarm im Fuß. Große dorsale Typhlosolis. Sonst wie Fig. 10.

Darmstück (vom Oesophagus abgesehen) bis zu der bei *D* plötzlich auftretenden scharf abgesetzten Verdickung. Im Querschnittsbilde (Fig. 11), das aus der Nähe der Anschwellung genommen ist, erweist sich diese Verdickung als das Auftreten einer dorsal gelegenen Typhlosolis von ansehnlichem Umfang, die der Enddarm nunmehr ohne wesentliche Veränderung bis zum After beibehält.

Ehe wir den Eingeweidesack verlassen, noch einige allgemeine Bemerkungen. Im ganzen Eingeweidesack ist eine feste Begrenzung des Darmrohres nach außen hin nicht gegeben (Fig. 9—11). Die spärliche Muskulatur und das umfangreiche Bindegewebe gehen — nur soviel sei an dieser Stelle davon erwähnt — ganz kontinuierlich in ein lacunäres Gewebe über (Fig. 9—11), in das dann auch die Geschlechtsorgane eingebettet sind. Die Typhlosolen fallen durch ihre

hellere Färbung auf, was dem Vorhandensein eines straffen, fibrillären Bindegewebes entspricht. Soviel hier davon.

Gleich nach dem Verlassen des Eingeweidesackes tritt nun der Darm in den Herzbeutel und das Herz ein. Die bisher dorsal gelegene Typhlosolis kommt infolge der scharfen Umbiegung nunmehr ventral zu liegen. Fig. 12 zeigt einen Querschnitt aus der Gegend der vorderen Aorta. Die Typhlosolis hat sich noch schärfer ausgeprägt und illustriert hier sehr deutlich die von VOGT und YUNG ausgesprochene

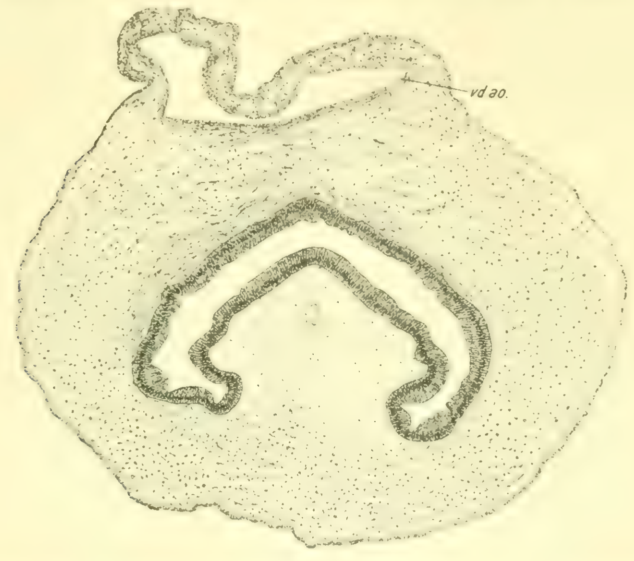


Fig. 12.

Querschnitt durch den Enddarm in der Gegend der vorderen Aorta (*vdao*). Typhlosolis scharf abgesetzt. Ringförmige Muskelzüge.

Ansicht, daß die Typhlosolis zur Vergrößerung der Resorptionsfläche diene. Die Nahrungsmassen sind infolgedessen gezwungen, sich zu einem flachen Bande auszubreiten, in das die verdauenden Säfte des Darmkanals besser eindringen können. Auf Serien-Querschnittsbildern läßt sich nun weiter verfolgen, wie das Lumen der Aorta immer mehr um den Darm herumgreift. Gleichzeitig tritt dabei eine Sonderung der beiden Muskelpartien ein. Der Darmkanal grenzt sich allmählich gegen das Herzlumen durch eine im Gegensatz zu allen andern Darmteilen gut ausgebildete Muskulatur ab und liegt alsdann frei im Herzlumen, wie es in Fig. 13 in dem Querschnittsbilde durch die betreffende Region zum Ausdruck kommt.

Dieser Abschnitt ist der einzige, bei dem wir von einer wirklichen

nach bestimmten Prinzipien angeordneten Darmmuskulatur sprechen können. Den Verhältnissen der Darmmuskulatur, bzw. des Bindegewebes ist weiter unten ein besonderer Abschnitt gewidmet. Die stark kontrahierte Herzmuskulatur, die auf dem Schnitt in allen denkbaren Richtungen getroffen ist, habe ich nur angedeutet, da näher darauf einzugehen nicht meine Aufgabe ist. Die Typhlosolis zeigt wieder dasselbe straffe, helle, fibrilläre Bindegewebe, während auf der konkaven Seite die Muskulatur in eine deutliche und meist infolge der Konservierung sich voneinander abhebende Längs- und Ringmuskulatur gesondert ist. Abgesehen davon, daß nach dem Austritt

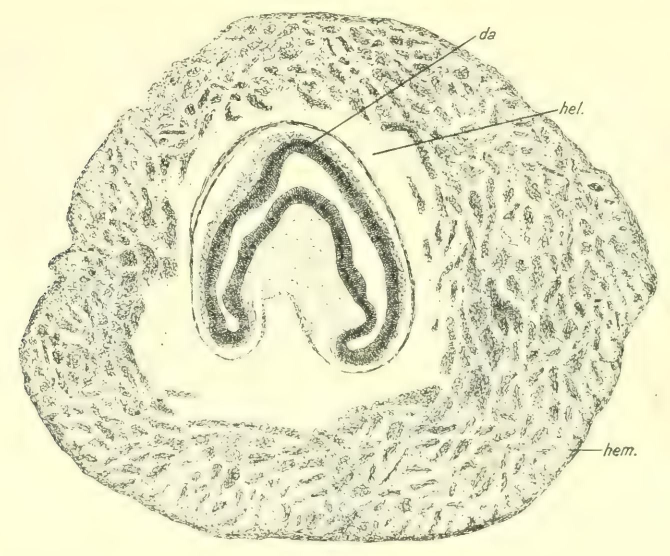


Fig. 13.

Querschnitt durch den Enddarm (*da*) frei im Herzlumen (*hel*). Darmepithel von Längs- und Ringmuskulatur umgeben. Herzmuskulatur (*hem*) nur angedeutet.

aus dem Herzen oberhalb der hinteren Aorta die Darmmuskulatur wieder unregelmäßiger wird, die Typhlosolis sich an ihrer Ursprungsstelle immer schärfer absetzt, wie das schon an den Fig. 11—13 zu erkennen ist, und abgesehen davon, daß in dem Epithel der concaven Seite größere Falten auftreten, zeigt das Querschnittsbild aus dem letzten Teil des Rectums keine Besonderheiten. Die Typhlosolis verläuft bis zum After und geht dort kontinuierlich in die schon erwähnte Papille am hinteren Adductor über. Zum Schluß könnte ich an dieser Stelle noch erwähnen, daß am Oesophagus wie am Rectum das Epithel des Darmkanals ohne Besonderheiten in das Körperepithel allmählich

übergeht. Das leitet uns hinüber zur Besprechung der Struktur des Darmkanals.

2. Struktur des Darmkanals.

a. Das Epithel.

1. Größenverhältnisse der Wimperzellen.

Mit nur einer einzigen Ausnahme, d. h. den Zellen, die den oben erwähnten Secretbelag im Magen absondern, ist der ganze Darmkanal von *Anodonta*, abgesehen von den gerade sezernierenden Zellen, von vorn bis hinten von einem gleichförmigen Wimperepithel ausgekleidet. Damit ist auch schon gesagt, daß sehr wesentliche Unterschiede in dem histologischen Bau der einzelnen Darmabschnitte nicht festzustellen sind. Insbesondere lassen sich strenge Grenzen für die einzelnen Abschnitte nicht angeben. Eine ausführliche Beschreibung der typischen Darmepithelzelle zu geben nach den Beschreibungen von Engelmann, Apathy, Lenhossek, Ehrhard, Kolacev und andern erübrigt sich wohl. Bemerken will ich hier nur, daß diese Autoren indessen immer eine ganz bestimmte Zellgruppe gewählt haben, nämlich die Zellen der Typhlosolis, die allerdings die ganzen Verhältnisse des Wimperapparates am klarsten zum Ausdruck bringt. Meine Aufgabe wird es nun sein, alle vorkommenden Variationen der Darmepithelzellen hinsichtlich ihrer Größe, ihres Wimperapparates und ihrer sonstigen Zellbestandteile ins Auge zu fassen. Vorausschickend bemerke ich hier: Für alle Darmepithelzellen können wir am Wimperapparat vier Teile unterscheiden: 1. Die Cilien. 2. Die Zwischenstücke. 3. Die Basalkörper. 4. Die Faserwurzeln. Allen diesen Bestandteilen hat Ehrhard und nach ihm Kolacev in neuester Zeit eine ausführliche Besprechung gewidmet.

Ich gehe daher gleich über zu den in den einzelnen Regionen vorkommenden Verschiedenheiten, soweit ich sie als konstant beobachten konnte. Zunächst einiges über die Größenverhältnisse.

Von den weiter zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, wird das in der Hauptsache vorkommende Größenverhältnis, d. h. das Verhältnis des Querdurchmessers zum Längsdurchmesser — über die absolute Größe Angaben zu machen, halte ich für zwecklos — illustriert durch die Fig. 23, 24, 21, 27, 45 und durch Fig. 1 meiner früheren Mitteilung: Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Im Oesophagus habe ich beim Eingang in den Magen einen ziemlich unvermittelten Übergang dieses gewöhnlichen Größenverhältnisses in weit niedrigere und breitere Zellen beobachtet, vor allem auf der ven-

tralen Seite des Oesophagus. Es macht sich dies schon makroskopisch bemerkbar beim Aufschneiden des Oesophagus durch eine infolge Aneinandergrenzens zweier verschiedener Farbtöne entstehende Linie, wie ich sie in Fig. 6 *li* angedeutet habe. Einen Längsschnitt durch diese besonders niedrigen Zellen zeigt Fig. 22. Strukturell unterscheiden sie sich von den hohen übrigen Zellen (Fig. 43), die den ganzen übrigen Teil des Oesophagus bis zum Übergang in die Velarlappen auskleiden, in keiner Weise. Demgegenüber finde ich bei BIEDERMANN (zitiert nach VOGT und YUNG?) die Bemerkung: »In der Mundhöhle und im Schlund sind (bei den Najaden) die Zellen klein.« Dies ist so im allgemeinen nicht zutreffend; vielmehr ist der größte Teil des Oesophagus von hohen Zellen ausgekleidet (Fig. 43), wie ich es auch beim Studium der in dieser Gegend gefundenen Mitosen seinerzeit zur Genüge feststellen konnte. Im Magen sind unter den Flimmerzellen besondere Extreme nicht vorhanden, wenn wir davon absehen, daß die Zellen des großen ventralen Wulstes (s. Fig. 6 *uu*) im allgemeinen etwas höher, die der Rinnen etwas niedriger als das Durchschnittsmaß sind. Auf den Übergang der Magenzellen in die ebenfalls flimmernden Zellen der Leberkanäle komme ich in dem Abschnitt über die Mitteldarmdrüse näher zu sprechen.

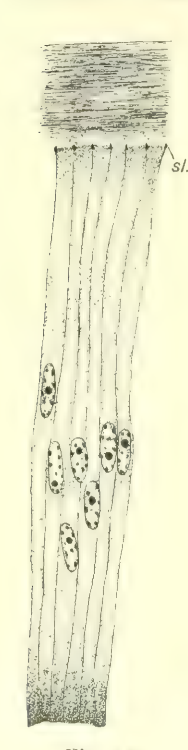


Fig. 14.
Epithelzellen unter dem Secretbelag im Magen. *sl*, Schlußleiste. Extremes Größenverhältnis.

Als besonders abweichende Zellform jedoch sind hier die den Secretbelag (Fig. 7 u. 8) absondernden Zellen zu erwähnen (s. Fig. 14), deren Verhältnis des Quer- zum Längsdurchmesser etwa $^1/_{30}$ beträgt. Schon früher erwähnte ich, daß es die einzigen dauernd nicht flimmernden Zellen des ganzen Darmkanales sind.

Besonders differente Verhältnisse finden wir auf dem Querschnitte durch den Kristallstieldarm. Sehen wir zunächst von den Verschiedenheiten des Wimperapparates ab, so finden wir (vgl. darüber auch EHRHARD) auf den beiden einander zugekehrten Flächen der beiden Typhlosolen (vgl. Fig. 9) etwa das von mir als gewöhnlich charakterisierte Größenverhältnis (Fig. 26 links), die EHRHARD als lange schmale Zellen bezeichnet. Nach der Kristallstielfalte hin werden diese Zellen etwas länger und schmäler, werden aber dann beim Eintritt in die kreis-

förmige Kristallstielfalte (Fig. 9) in einem plötzlichen Übergang, der sich durch die Verschiedenheit der Bewimperung von Typhlosoliszellen und Zellen der Kristallstielfalte als scharfe Grenze markiert (vgl. EHRHARD, Schema S. 314) erheblich breiter (vgl. Fig. 58). Während diese Zellen nun die Breite innerhalb der Kristallstielfalte beibehalten, nimmt ihre Höhe auf dem ersten Drittel bis Viertel der Kreisperipherie (Fig. 9) kontinuierlich ab und behält dann innerhalb der Kristallstielfalte ein konstantes Verhältnis bei (Fig. 16 und 59), wodurch das betr. Epithel einen sehr gleichmäßigen Eindruck macht. Vom Schluß der Kristallstielfalte bis zum Beginn der kleineren Typhlosolis gehen dann die Zellen in eine Region unverhältnismäßig hoher und schmaler Zellen über mit etwa demselben Verhältnis von Querdurchmesser zum Längsdurchmesser wie die den Secretbelag absondernden Zellen im Magen (Fig. 15). Niedrige und breite Zellen finden wir schließlich in der Nahrungsrinne (Fig. 9, linke Falte, Fig. 17). Hier wäre zu bemerken, daß für die Form *Mytilus* LIST in seiner Monographie ganz ähnliche Verhältnisse der Zellverteilung, Größe und Bewimperung beschreibt, besonders in dem auch bei *Mytilus* vorhandenen Kristallstieldarm. Indessen scheint hier, wenigstens nach der von LIST gegebenen Abbildung zu urteilen (vgl. Taf. XXII, Fig. 2), die Trennung des Kristallstieldarmes in eine Kristallstielfalte und eine Nahrungsrinne nicht so scharf ausgeprägt zu sein wie bei *Anodonta*. Die Zellen im weiteren Verlauf des Darmkanals bieten keine so ausgeprägten Besonderheiten mehr hinsichtlich ihres Größenverhältnisses. Nur kann man sagen, daß im allgemeinen die Zellen der Typhlosolis etwas höher sind als die der concaven Seite. Ein wenig höhere Zellen, jedoch nicht immer konstant, findet man häufig auf den scharfen Ecken der Typhlosolis des Enddarms nahe der Ursprungsstelle (s. Fig. 12 und 13).



Fig. 15.
Hohe, schmale Zellen beim Übergang der Typhlosolis in die Kristallstielfalte. Gut entwickelter Zellsaum.

Ich bemerke noch, daß die geschilderten Abweichungen von dem gewöhnlichen Größenverhältnis nach Art und Lage konstant sind und nur innerhalb enger Grenzen variieren. Für die größere Typhlosolis der Kristallstielfalte hat EHRHARD diese Verhältnisse an einem Schema

(S. 314) angegeben. Allerdings wollte es mir nicht gelingen, sein Schema mit meinem Bilde gänzlich zur Deckung zu bringen. Vermutlich liegt das daran, daß Ehrhard kein vollständiges Querschnittsbild vor sich hatte, indem er nur die Typhlosolis konservierte, wodurch eine Verzerrung des im vollständigen Bilde so charakteristischen Typhlosolisquerschnittes unvermeidlich ist. In den Angaben indessen stimme ich mit ihm vollkommen überein.

2. Der Wimperapparat und seine Verschiedenheiten.

Ganz allgemein unterscheidet man zwischen Zellen mit parallel verlaufenden und solchen mit convergierenden Faserwurzeln. Ob man zwischen diesen beiden Typen eine scharfe Grenze ziehen kann, erscheint mir einigermaßen zweifelhaft, vielmehr scheinen mir alle möglichen Übergänge zu existieren. Darüber, sowie über die Bedeutung des sogenannten Apathyschen Achsenfadens verweise ich auf meine früheren Mitteilungen, wo ich auch eine Zusammenstellung über Convergenz und Nichtconvergenz der Faserwurzeln gegeben habe.

Im Oesophagus ist hier zu bemerken, daß die Epithelzellen des Darmes, die dort typische Wimperzellen mit mehr oder weniger convergenten Faserwurzeln sind, ganz kontinuierlich in die breiteren und niedrigeren Zellen des Körperepithels übergehen, die eine immer spärlicher werdende Bewimperung und schwieriger festzustellende Faserwurzeln bekommen, je weiter wir uns von dem Darmepithel entfernen. Ein besonders kräftiger Wimperapparat fand sich dann in der Mündung des Oesophagus (vgl. Fig. 3 in *W.* u. *M.*). An den schon erwähnten niedrigen Zellen beim Eingang in den Magen (Fig. 22) ist ferner nur der parallele Verlauf der Faserwurzeln bemerkenswert.

Im Magen treffen wir auf die gewöhnlichen Verhältnisse, d. h. gleichmäßige Bewimperung in allen Teilen, höchstens etwas verstärkt auf den in den Magen vorragenden Wülsten. Aus dem ventralen Teil stammen die Fig. 23 und 24, beide mit parallel verlaufenden Faserwurzeln, erstere mit einer sehr gut ausgebildeten Cuticula. Die verschieden starke Ausbildung des Zellsaumes oder Cuticula scheint mir indessen stark zu variieren (vgl. Fig. 23 u. 24, die aus derselben Gegend, aber von verschiedenen Tieren stammen). Besonders interessieren uns hier im Magen die Zellen, die den Secretbelag absondern (Fig. 8 u. 14) als einzigste Zellen des ganzen Darmkanals von *Anodonta*, die dauernd keinen Wimperapparat besitzen. Das abweichende Größenverhältnis wurde bereits erwähnt. Im proximalen Teile stärker tingierbar, werden sie nach oben hin heller (Fig. 14) und lassen, das ist das Bemerkenswerte,

an dem oberen Rande sehr deutlich die Schlußleisten erkennen und die auf den Zellen aufsitzenden Secretpfropfen. Über die Schlußleisten im allgemeinen habe ich mich gelegentlich der Besprechung der Secretionserscheinungen ausführlicher zu äußern. Die Kerne der Zellen sind infolge der langgestreckten Gestalt etwas länger und schmäler als gewöhnlich.

Im Kristallstieldarm fallen vor allem auch schon bei schwächerer Vergrößerung die Zellen der Kristallstielfalte auf durch den ungemein dichten und widerstandsfähigen Wimperbesatz, der allen Einflüssen der konservierenden Flüssigkeit widersteht. Zugleich erscheinen die einzelnen Wimpern kräftiger als gewöhnlich (Fig. 16, 58, 59). Löst sich der Wimperbesatz von der Zelle ab, so geschieht es stets als Ganzes d. h. die einzelnen Wimpern sind infolge der Konservierung stets miteinander verklebt. Bemerkenswert ist ferner, daß die Wimpern in gleicher Höhe in einer geraden Linie abschneiden (Fig. 16, 58, 59). Vor allem auffallend ist aber das ungewöhnliche Verhältnis von Wimperlänge zur Zelllänge. In Fig. 16 beträgt die Länge der Wimpern nicht weniger als die Hälfte der Zellänge, in Fig. 59 sogar noch mehr. Bei den längeren Zellen der Kristallstielfalte kann das Verhältnis indessen auch kleiner sein, wie ein Blick auf Fig. 58 zeigt. Entsprechend der Anzahl der Wimpern stehen die Basalkörperchen in diesen Zellen außerordentlich dicht und rufen noch bei mittleren Vergrößerungen den Eindruck einer kontinuierlichen schwarzen geraden Linie hervor, die sich erst bei den stärkeren Vergrößerungen in die einzelnen Körnchen auflöst. Da zu jeder Wimper eine Faserwurzel gehört, so bilden die deutlich wahrnehmbaren Fasern im distalen Teile der Zelle (Fig. 16, 58, 59) ein System von dicht parallel verlaufenden Fäden, die sich allmählich in das Protoplasma hinein verlieren. An Fremdbestandteilen zeigen diese Zellen nur hell gelbbraun gefärbte körnige Einschlüsse (Fig. 16) im distalen Teile der Zelle zwischen Kern und Faserwurzelapparat. Auffallend ist ferner die intensive dunkle Färbung des basalen Zellabschnittes vom Kern bis zur Basis, sowohl bei Hämatoxylin als auch bei Safraninfärbung, die der Färbung der Chromatin-

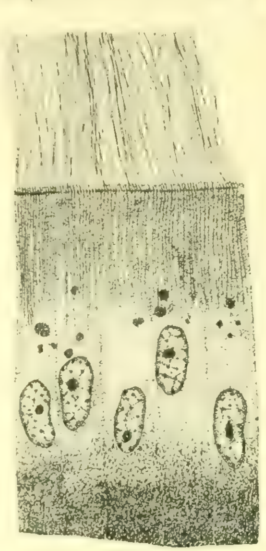


Fig. 16.
Zellen aus der Kristallstielfalte. Dichte Bewimperung. Faserwurzeln parallel verlaufend.

massen sehr oft kaum nachstand. Sehr häufig ist ferner an diesen Zellen der Kristallstielfalte eine scharfe Umbiegung des Epithels in der Höhe des Kernes wahrzunehmen, die meist noch schärfer ist, als es Fig. 58 erkennen läßt. Ich nehme an, daß diese seitliche Verbiegung durch den starken Druck zustande kommt, den die Masse des Kristallstieles auf die Zellen ausübt, wodurch eine Verbiegung eben an der Stelle zustande kommt, wo die Zellen jeder festigenden Einrichtung außer dem Protoplasma entbehren, d. h. in dem Raume zwischen Kern und Faserwurzelapparat. Soviel an dieser Stelle über die Zellen der Kristallstielfalte. Bei Gelegenheit der Besprechung des Kristallstieles muß ich auf einige Verhältnisse an der Hand von Fig. 58 und 59 noch ausführlicher eingehen.

Einen direkten Gegensatz zu diesen Zellen hinsichtlich der Ausbildung des Wimperapparates bilden die Zellen der zweiten Falte des Kristallstieldarmes, der sogenannten Nahrungsrinne. Hier (Fig. 17) finden wir nur Wimpern in spärlicher Anzahl und spärlich entwickelte Faserwurzeln. Sie verfügen indessen über verhältnismäßig große Kerne und zeigen an Fremdbestandteilen, wenn auch weniger häufig, als in den sonstigen Zellen des Darmkanals, Nahrungsballen, mit denen wir uns allgemein in dem Kapitel über die Nahrungsaufnahme eingehender zu beschäftigen haben. Schwach entwickelte Wurzelfäden und spärliche Bewimperung besitzen fernerhin die bereits erwähnten höheren Zellen beim Übergang der Kristallstielfalte in die kleinere Typhlosolis (Fig. 15). Auffallend war mir indessen hier die Ausbildung eines verhältnismäßig dicken Zellsaumes mit sehr deutlichen Zwischenstücken. Der an den Kristallstieldarm sich anschließende Dünndarm zeigt bei der regelmäßigen Ausbildung eines Wimperapparates von dem gewöhnlichen Typus mit konvergenten Faserwurzeln wie er den vorhandenen Beschreibungen zugrunde gelegt ist, keine sonstigen bemerkenswerten Eigenschaften, wenn wir hier von den Erscheinungen der Nahrungsaufnahme und der Secretion absehen.

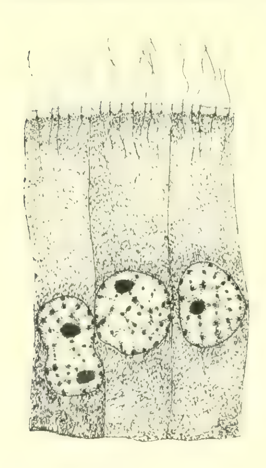


Fig. 17.
Zellen aus d. Nahrungsrinne des Kristallstieldarmes. Wimperapparat spärlich entwickelt. Kerne verhältnismäßig groß.

Für den Enddarm gilt allgemein das Vorkommen von Wimperzellen mit convergenten Faserwurzeln auf der Typhlosolis (vgl. Fig. 1 in *W.* u. *M.*), von solchen mit spärlicher entwickeltem Wimperapparat und nicht convergierenden Faserwurzeln auf der concaven Seite. In

dem Abschnitt über die Secretion werden wir uns mit diesen Verhältnissen, besonders im Enddarm eingehender zu beschäftigen haben.

Für den Enddarm bzw. After schließlich gilt dasselbe wie für den Oesophagus. Auch hier gehen die Darmepithelzellen ganz allmählich in das Körperepithel über, indem die Bewimperung spärlicher wird und die Zellen vor allem an Höhe abnehmen.

Auf den feineren Bau des Wimperapparates einzugehen, kann hier erspart werden. Die Beobachtungen darüber, sowie über die Mitose von Flimmerzellen, die sich an Präparaten aus dem Oesophagus von *Anodonta* reichlich fanden, allerdings nur bei einem einzigen Exemplar, habe ich vor kurzem zusammengestellt. Was die modernen Anschauungen über den Bau, die Funktion und die Genese des Flimmerapparats angeht, so verweise ich auf die Arbeit von EHRHARD und sein ausführliches Literaturverzeichnis.

3. Kernverhältnisse.

Nachdem wir, nach den einzelnen Darmabschnitten vorgehend, vor allem die von dem gewöhnlichen Typus abweichenden Formen des Wimperapparates kennen gelernt haben, bleiben nun noch einige allgemeine Fragen zu erledigen. Was die Kernverhältnisse angeht, so kann ich EHRHARDS Beobachtung bestätigen, der eine wechselnde Lage des Kernes angibt, an convexen Stellen mehr distal, an concaven mehr proximal und alternierend bei ebener Zellage (Fig. 25 u. 48).

Jeder Kern besitzt wenigstens einen Nucleolus. Sehr häufig indessen findet man zwei Nucleolen (Fig. 17, 30, 32, 46), die nach dem Schema EHRHARDS durch Teilung aus dem einen Nucleolus ohne merkliche Veränderung der übrigen Kernbestandteile hervorgehen. Diese Teilung der Nucleolen konnte ich ebenfalls beobachten (Fig. 18). Die Bilder stimmen allerdings insofern nicht ganz mit dem Schema EHRHARDS überein, als die Nucleolen sich bei der Durchschnürung nicht so weit voneinander entfernen. Doch mag dies seine Ursache in den wechselnden Druckverhältnissen des Epithels haben. Fig. 18, *A* ist dadurch bemerkenswert, daß der Kern drei Nucleolen zeigt. Allerdings habe ich dies sonst nirgends beobachtet und messe deshalb dem Befunde keine weitere Bedeutung bei. Verwechselungen mit einem darunter liegenden Kern erschienen mir anderseits in dem Falle nicht möglich.

Das führt uns zu einem weiteren Punkt hinüber, der Ausstoßung von Nucleolarsubstanz aus dem Kern, von der auch EHRHARD berichtet (vgl. ibid. Fig. 4). Ganz entsprechende Bilder habe ich ebenfalls beobachten können in zahlreichen Fällen. Allerdings, scheint

mir, muß man gegen alle diejenigen Bilder, wo der ausgestoßene Nucleolus in der Schnittrichtung vom Kern entfernt liegt, skeptisch sein, da man keine Entscheidung darüber treffen kann, ob nicht ein künstliches Herausreißen des Nucleolus aus dem Kern durch das Messer stattgefunden hat. Trotzdem bleibt auch mir nach Ausscheidung aller dieser Bilder noch eine große Zahl andrer übrig, wo eine mechanische Verletzung ausgeschlossen ist. Das Schicksal der ausgestoßenen Kernkörperchen konnte ich mit EHRHARD ebenfalls nicht mit Sicherheit weiter verfolgen, doch scheinen sie sich auch nach meinen Beobachtungen unter Abnahme der Färbbarkeit allmählich im Protoplasma aufzulösen.

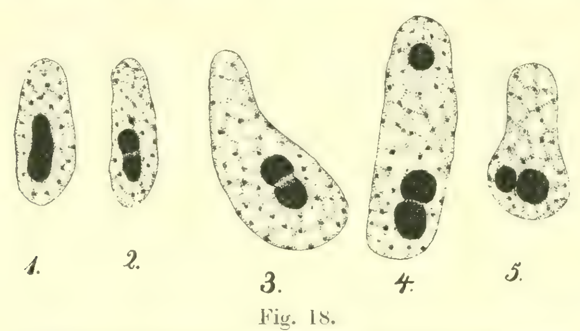


Fig. 18.
Teilung der Nucleolen in den Kernen der Darmepithelzellen.

Durch die Teilung des einen Nucleolus in zwei veranlaßt, suchte ich festzustellen, ob etwa Amitosen in den Epithelzellen vorkommen könnten. Trotz einiger Bilder (wie etwa Fig. 17), die man als Teilungsstadien allenfalls deuten könnte, führten diese Untersuchungen immer zu negativem Resultat. Da ich andrerseits stets nur Zellen mit einem Kern gefunden habe, da ferner Mitosen von Flimmerzellen sehr wohl vorkommen können, wie WALLENGREN, EHRHARD und ich verfolgen konnte, so möchte ich eine Amitose für unwahrscheinlich halten.

4. Die Basalmembran.

Ehe wir zur Darstellung der Darmmuskulatur bzw. des Darmbindegewebes übergehen, einiges über das Vorkommen der Basalmembran. Durch Vergleich der verschiedenen Darmregionen ergab sich, daß die Basalmembran in ihrer Ausbildung nicht durchweg konstante Verhältnisse zeigt. Vielmehr fand sich allgemein eine um so stärkere Ausbildung der Basalmembran, je größeren Faltungen das ihr aufsitzende Epithel unterworfen war, um so schwächer, je weniger das Epithel vor allem durch die Secretion beansprucht wurde. So fand sich die Basalmembran gut ausgebildet im Oesophagus, im Magen

mit Ausnahme der Wülste, im Dünndarm und vor allem auf der concaven Seite des Darmkanals im Enddarm, die, wie wir sehen werden, von der Secretion besonders stark beansprucht wird. Gar nicht oder nur schwach entwickelt ist die Basalmembran auf den Typhlosolen. In der Regel, jedoch nicht durchgehends, sitzen hier die Zellen dem straffen fibrillären Bindegewebe der Typhlosolis unmittelbar auf, d. h. die Basalmembran scheint nur sehr dünn entwickelt. Gut ausgebildet ist auch die Basalmembran in der Regel unter den Zellen der Kristallstielfalte. Hier werden die Zellen zwar weniger auf seitliche Verschiebung als auf Druck beansprucht.

Soviel über das Epithel, wie es sich uns darbietet, abgesehen von allen mit der Nahrungsaufnahme zusammenhängenden Erscheinungen. Die Degeneration von Wimperzellen soll wegen ihres engen Zusammenhanges mit den Secretionserscheinungen nach dem betreffenden Kapitel besprochen werden.

b. Die Muskulatur und das Bindegewebe des Darmkanals.

1. Im Eingeweidesack.

Mit Ausnahme eines nur kleinen Darmabschnittes und zwar des frei im Herzlumen liegenden Teiles läßt sich für den gesamten Verlauf des Darmkanals ganz allgemein aussagen, daß sich nirgends eine ganz klare und nach bestimmten Prinzipien verlaufende Anordnung in der Muskulatur beobachten läßt. Vielmehr ist einerseits das überwiegende Auftreten von Bindegewebe zu betonen, das in umfangreicher Ausdehnung und ohne scharfe Abgrenzung gegen die anstoßenden Gewebe den Darmkanal besonders im Eingeweidesack gleichförmig umzieht; andrerseits treten die vorhandenen, im allgemeinen schwachen Muskelzüge hinter dem Bindegewebe bedeutend zurück, und ihre Anordnung ist infolge der Vereinigung mit Bindegewebe meist gar nicht, stets aber sehr schwierig festzustellen.

Dieses Fehlen einer nach bestimmten Prinzipien angeordneten Muskulatur — immer mit der oben erwähnten Ausnahme — ist verständlich, wenn man sich daran erinnert, daß der ganze Darmkanal von einem gleichmäßigen Wimperepithel ausgekleidet ist. Die Wimpern übernehmen ja die sonst von der Darmmuskulatur verursachte peristaltische Bewegung, die bei der festen Einbettung des Darmkanals im Eingeweidesack ohnehin sehr erschwert wäre.

Daß sich andrerseits an dem Abschnitt des Darms im Herzlumen eine, wie weiter unten auszuführen ist, typisch ausgebildete Muskulatur findet, ist ebenfalls verständlich. Es handelt sich hier nämlich um

die einzigste Stelle des Darmkanals, wo dieser nach allen Seiten hin freiliegt, also einer festeren Begrenzung bedarf.

Über die Muskulatur ganz allgemein findet sich bei VOGT und YUNG die Bemerkung: »Die Muskelhaut der Darmwände besteht aus einer äußeren Längsfaserschicht und einer inneren Ringfaserlage. Die beiden Lagen sind besonders in der Schlundregion und am Ende des Rectums sichtbar, anderwärts aber kaum deutlich« (S. 746).

Im Oesophagus, besonders im vorderen Teil beim Übergang in die Velarlappen ließ sich in Übereinstimmung mit der Angabe VOGT und YUNGS eine deutlicher erkennbare ring- und längsförmig angeordnete Muskulatur nachweisen. Doch tritt auch hier diese Anordnung vor dem umfangreichen Bindegewebe stark zurück und die Muskellage erreicht in den meisten Fällen kaum die Höhe der Epithelzellen. Die ringförmig verlaufenden Muskelfasern lassen hier häufig ein Zusammentreten zu größeren Bündeln erkennen.

Eine außerordentlich schwache Ausbildung der Muskulatur läßt sich beim Magen beobachten. Es handelt sich hier nur um einige ganz wenige, in nächster Nachbarschaft des Epithels verlaufende schwache Muskelfibrillen, und außerdem ist auch hier das Bindegewebe von allen Darmteilen am spärlichsten entwickelt. Daher zeigt die ganze Muskulaturbindegewebelage hier im Verhältnis zu den übrigen Darmteilen eine sehr schwache Ausbildung, indem sie oft kaum die Hälfte der Epithelhöhe erreicht. Wie für den ganzen Darmkanal mit Ausnahme des frei im Herzen liegenden Abschnittes gültig, so ist auch hier zu betonen, daß das Bindegewebe ganz kontinuierlich in das lacunäre Gewebe übergeht, in das hier die zahlreichen Tuben der den Magen umgebenden Lebermassen eingebettet sind. Damit stimmt überein die Bemerkung RAY LANKESTERS (S. 220): "The walls of the stomach are thin and not muscular except in some carnivorous forms such as the Septibranchia."

Indessen machen von dieser allgemeinen Regel die Wülste des Magens insofern eine Ausnahme, als sie von einem fibrillären, massigen Bindegewebe ausgefüllt sind von der Art, wie es Fig. 20 aus der Typhlosolis des Enddarmes erkennen läßt. Dieses straffe, fibrilläre Bindegewebe läßt mit Sicherheit keine Muskelfibrillen erkennen und ist gegenüber dem beim Darm gewöhnlich auftretenden Bindegewebe (Fig. 19) charakteristisch durch eine weit hellere Färbung und eine spärliche Anzahl von Kernen. (Die in Fig. 20 eingezeichneten Kerne gehören zum Teil Lymphzellen an, über die in dem Kapitel über die Nahrungsaufnahme eingehendere Beobachtungen mitzuteilen sind.)

Durch diese starke Ausbildung des Bindegewebes in den Wülsten des Magens und die außerordentlich schwache Ausbildung an allen übrigen Teilen, tritt, wie schon früher erwähnt, nach außen hin eine Ausgleichung der so charakteristischen inneren Magenform ein, wie sie früher eingehender besprochen wurde.

Dasselbe gilt auch für den Kristallstieldarm. Wiederum läßt sich hier als Ausfüllung der ventralen größeren wie der dorsalen kleineren Typhlosolis (Fig. 9) das helle kernarme fibrilläre Bindegewebe feststellen (Fig. 20). Hingegen sind die Nahrungsrinne und die Kristallstielfalte umgeben von einem sehr kernreichen, aus dunkleren Zellen mit faserigen Ausläufern zusammengesetzten Bindegewebe, wie es in Fig. 19 aus der Umgebung des Dünndarmes dargestellt ist und wie es entweder ganz allein, oder mit mehr oder weniger Muskelfasern vereinigt die sämtlichen Darmschlingen des Eingeweidesackes umgibt. Wie die Fig. 9, 10, 11 und 19 erkennen lassen, geht dieses Bindegewebe ganz kontinuierlich in das grobmaschige, lacunäre Gewebe über, in dem wir das Ausfüllgewebe des ganzen Eingeweidesackes zu erblicken haben. Infolge dieses allmählichen Übergangs läßt sich nach außen hin eine scharfe Abgrenzung des Darmbindegewebes nicht angeben.

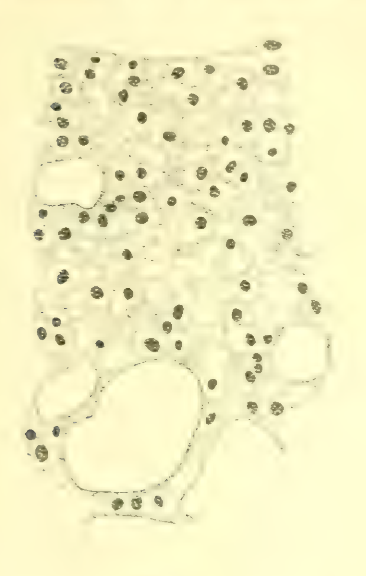


Fig. 19.

Darmbindegewebe aus dem Dünndarm aus großen Zellen mit Ausläufern zusammengesetzt. Oben die Epithelgrenze.



Fig. 20.

Fibrilläres Bindegewebe der Typhlosolis aus [illegible] Nahrungsballen. Oben die Epithelgrenze.

In dieses Bindegewebe sind nun in der Umgebung der Nahrungsrinne (Fig. 9) stärkere, ring- und längsförmig verlaufende Muskelfasern eingebettet, jedoch wiederum so, daß sich kaum bestimmte Anordnungsprinzipien darauf anwenden lassen. Diese Muskelfasern lassen sich noch unterhalb der beiden Typhlosolen (Fig. 9) auf der Grenzzone gegen das lacunäre Bindegewebe hin eine Strecke weit verfolgen und verlieren sich dann.

In der Umgebung der Kristallstielfalte ließ sich in den meisten Fällen eine Muskulatur mit Sicherheit nicht feststellen, und es schien daher nur das Bindegewebe, allerdings, wie Fig. 9 erkennen läßt, in umfangreicher Lage, entwickelt zu sein.

Da der Dünndarm, wie eingangs erwähnt, keinerlei Typhlosolis oder sonstige bemerkenswerten Eigentümlichkeiten besitzt, sondern ein einfaches Rohr darstellt, so finden sich hier auch bezüglich der Ausbildung der Muskulatur und des Bindegewebes die einfachsten Verhältnisse (Fig. 10). Der ganze Darm erscheint hier von einem auf dem ganzen Umfang gleichmäßig ausgebildeten Bindegewebe umgeben, wie es schon bei der Nahrungsrinne und der Kristallstielfalte des Kristallstieldarmes auftrat. Fig. 19 zeigt einen kleinen Teil dieses Gewebes aus der Umgebung des Dünndarmes. Meist sind die einzelnen Zellen deutlich gegeneinander abgegrenzt und schließen dicht zusammen, wobei sich mitunter die ineinandergreifenden, faserigen Ausläufer der Zellen beobachten lassen. Auch hier finden sich in dem Bindegewebe zahlreiche Lymphzellen, deren Unterscheidung von den Bindegewebszellen allerdings nur dann möglich ist, wenn sie sich durch ihre andre Funktion von diesen unterscheiden (vgl. darüber die in dem Kapitel über die Nahrungsaufnahme besprochenen Erscheinungen der Phagocytose).

Muskelzüge ließen sich hier am Dünndarm nur dicht unter der Pasalmembran und auch dort nur sehr spärlich feststellen. In manchen Bräparaten indessen waren in dem Bindegewebe mit Sicherheit überhaupt keine Muskelfibrillen zu erkennen, wie sich denn Muskelfibrillen von faserförmigen Bindegewebszellen ohne weitere Reaktionen nicht sicher unterscheiden lassen.

Ganz entsprechende Verhältnisse wie im Kristallstieldarm treten nun wieder bei dem im Eingeweidesack gelegenen Teile des Enddarms auf (Fig. 11). Die hier außerordentlich umfangreiche Typhlosolis wird wieder von dem schon mehrfach erwähnten straffen fibrillären Bindegewebe (Fig. 20) ohne Muskulatur ausgefüllt, während die ganze concave Seite des Darmquerschnitts von dem in Fig. 19 dargestellten

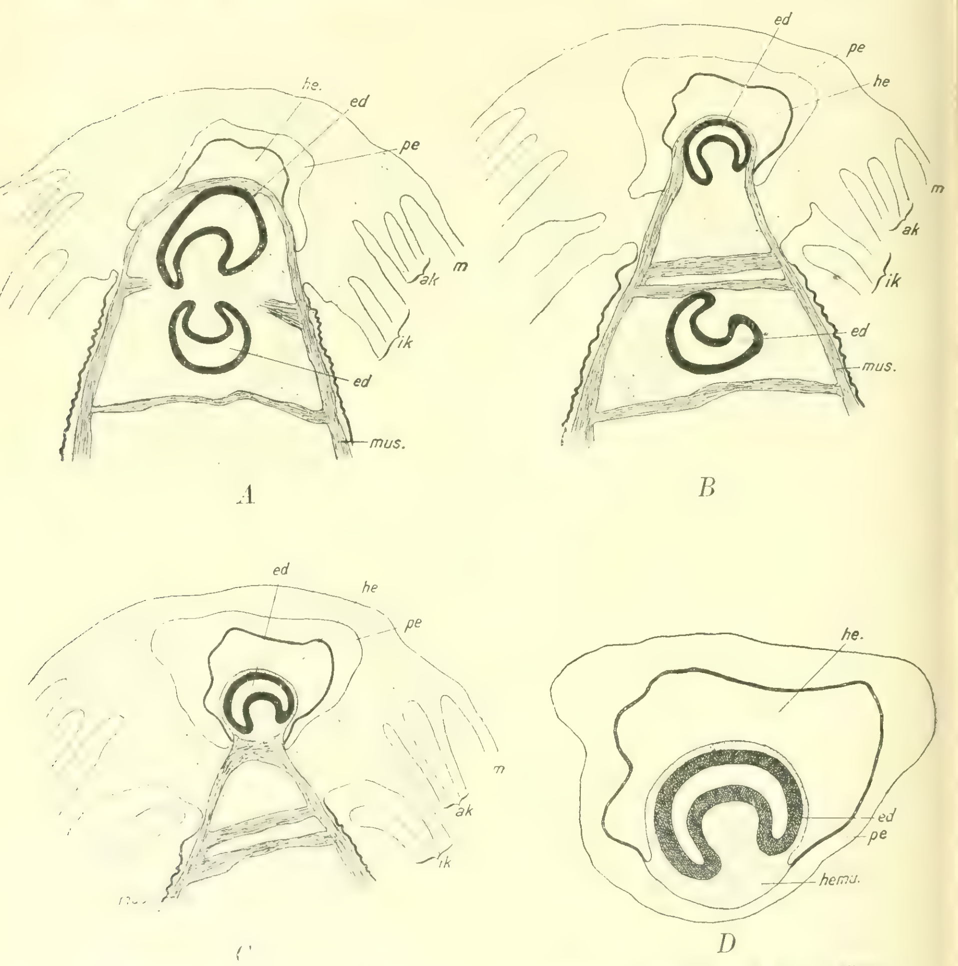
zelligen Bindegewebe umgeben ist von der Ausdehnung, wie sie Fig. 11 erkennen läßt. Unterhalb der Basalmembran lassen sich auf der concaven Seite des Darmquerschnittes einige ring- und längsförmig verlaufende Muskelfasern erkennen, die nach der Typhlosolis zu sich allmählich verlieren. Auch hier ist wieder der ganz kontinuierliche Übergang des Darmbindegewebes in das grobmaschige lacunäre Gewebe zu betonen, sowohl unterhalb der Typhlosolis, wie auch auf der concaven Seite.

Damit hätten wir für den bisher besprochenen Abschnitt des Darmes, — Oesophagus, Magen, Kristallstieldarm, Dünndarm, Teil des Enddarms — oder kurz gesagt, für den ganzen im Eingeweidesack gelegenen Abschnitt ein bedeutendes Überwiegen des Bindegewebes über die am Oesophagus etwas stärker, sonst aber sehr schwach entwickelte und kaum nach bestimmten Prinzipien angeordnete Muskulatur festgestellt. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei dem nunmehr zu betrachtenden Teile vom Austritt aus dem Eingeweidesack bis zum After.

2. Vom Austritt aus dem Eingeweidesack bis zum After.

Es wurde schon erwähnt, daß der Darmkanal unmittelbar beim Verlassen des Eingeweidesackes schräg von unten in das Herz eintritt. Da das Pericard ein allseitig geschlossener Hohlraum ist und der Darmkanal das Herz der ganzen Länge nach durchbohrt (Schema 1 *a*), so kommt das Darmrohr an keiner Stelle mit dem Pericard in Verbindung. Den gröberen Verlauf läßt die Fig. 1 bzw. das ihr beigegebene Schema erkennen, und er wurde schon früher beschrieben. Den Austritt des Darmkanals aus dem Eingeweidesack und den Eintritt ins Herz bringen die Schemata *A*—*D* zur Darstellung. Schema *A* entspricht einem kurz hinter der scharfen Umbiegung des Enddarms (vgl. Fig. 1) geführten Schnitte. Die beiden Darmschlingen sind hier natürlich etwas verzerrt, weil keine der beiden Schlingen genau quer getroffen werden kann bei der gewählten Schnittrichtung. Der Darmkanal liegt noch ganz innerhalb des Eingeweidesackes, d. h. ist noch vollständig umgeben von den unter dem Epithel des Eingeweidesackes verlaufenden starken Muskelsträngen (*mus*). Unmittelbar an den Eingeweidesack angrenzend beobachten wir indessen dorsal vom Darmkanal das Herzlumen (*he*), oder wenn man will, das aufgetriebene Lumen der vorderen Aorta und darum einen zweiten Hohlraum, das Pericard. Entsprechend den weiter nach dem hinteren Ende des Tieres zu geführten Schnitten entfernen sich dann die beiden Darmquerschnitte voneinander (Schema *B*),

und der Darmkanal wird immer weiter vom Herzlumen aufgenommen. Hier greift noch die den Eingeweidesack umziehende Muskellage (*mus*) dorsal um den Darm herum, die indessen ihres ganz andern Aussehens wegen nicht als Darmmuskulatur betrachtet werden darf, da sich



Schemata *A*—*D* zur Erläuterung des Eintritts des Darmkanals in das Herz. *ak*, äußere Kieme; *ed*, Enddarm; *he*, Herzlumen; *hemu*, Herzmuskulatur; *ik*, innere Kieme; *m* Mantel; *mus*, Muskulatur; *pe*, Lumen des Pericards.

unter ihr noch das Darmbindegewebe befindet, das bei den Größenverhältnissen von Schema *B* indessen nicht eingezeichnet werden konnte. Das Herzlumen samt Pericard greift hier (Schema *B*) bereits weiter um den Darm herum, und in Schema *C* ist dies noch mehr der Fall.

Hier ist der Darmkanal bereits aus der Muskelhaut des Eingeweidesackes herausgetreten und steht nur noch mit einer schmalen Zone mit ihr in Verbindung. Schließlich greift das Pericard ganz um das Herzlumen herum und wir haben das in größerem Maßstabe gezeichnete Schema *D* vor uns, in dem nur Herz mit Darmkanal und Pericard eingezeichnet ist. Das Herz mitsamt dem eingeschlossenen Darmkanal liegt frei im Pericardialraum, während der Darm am ventralen Teile noch eine Strecke weit mit der Herzwandung zusammenhängt. Damit ist die Überleitung geschaffen zu dem in Fig. 13 gegebenen Bilde, das den Darmkanal frei im Lumen des hier allerdings stark kontrahierten Herzens zeigt, das seinerseits wieder in dem umfangreichen Pericardialraum liegt. Dabei ist die das Herz nach außen begrenzende einschichtige Epithellage sowohl als Herzepithel, wie auch als peritoneales Epithel zu betrachten, da wir es in dem Pericardialraum mit dem Rest der echten Leibeshöhle zu tun haben.

In ganz entsprechender Weise, wie hier der Eintritt des Darmkanals ins Herz, lassen sich die Verhältnisse beim Austritt des Darmes aus dem Herzen darstellen, nur mit dem Unterschiede, daß die Anheftung des Darmkanals in entsprechender Weise an die Herzwandung, wie es Schema *D* zeigt, nunmehr dorsal erfolgt. Infolgedessen verläuft die hintere Aorta, die sich zwischen Herz und hinterem Schließmuskel in zwei größere Äste gabelt, unterhalb des Darmrohres. Da die Verhältnisse beim Austritt des Darmes aus dem Herzen sonst ganz analog liegen wie beim Eintritt, so erübrigt es sich, dafür besondere Bilder zu geben.

Nach diesen Vorbemerkungen läßt sich über die Verteilung von Darmmuskulatur und Bindegewebe beim Durchtritt durchs Herz folgendes feststellen: An Fig. 12, um die wir uns noch in weitem Umfang den Pericardialraum zu denken hätten und die so etwa dem Schema *D* entsprechen würde, erkennt man wiederum dorsal vom Darm das Lumen der vorderen Aorta (*vd. ao.*). Daß hier das Aortenlumen im Verhältnis zur Größe des Darmquerschnitts bedeutend kleiner ist, als in dem Schema *D*, wird seinen Grund darin haben, daß hier (Fig. 12) die Aortenwand stark kontrahiert ist. Der Darmkanal ist also eben aus dem Eingeweidesack ausgetreten und zeigt einen stark ausgebildeten Schlauch, an dessen Bildung drei Gewebegruppen Anteil haben: 1) Die letzten Ausläufer der Muskelhaut des Eingeweidesackes. 2) Das Darmbindegewebe und seine Muskulatur. 3) Die Anfänge der Herzmuskulatur. Nach innen zu unter dem Darmepithel finden sich besonders auf der concaven Seite stärkere ringförmige Muskelzüge, die zunächst

noch in Bindegewebe mit zahlreichen Kernen eingelagert sind und besonders gegen das Lumen der vorderen Aorta hin stark hervortreten. Sie greifen hier noch nicht ganz um den Darm herum. Unmittelbar unter dem Epithel treten ferner schwache punkt- oder punktgruppenförmige Querschnitte auf, die die Anfänge der später im Herzlumen deutlicher hervortretenden Längsmuskulatur bilden.

Indem nun die Aorta immer mehr um den Darmkanal herumgreift und so in das Herz übergeht, beginnt das Bindegewebe hinter der sich deutlicher entwickelnden Muskulatur zurückzutreten. Die von der dorsalen Seite ausgehenden ringförmig verlaufenden Muskelzüge treten in stärkerer Ausbildung auf und greifen schließlich ganz um den Darmkanal herum. Nach dem Herzen zu lassen sich dann immer deutlicher zwei Muskellagen unterscheiden, eine innere längsverlaufende und eine äußere ringförmig verlaufende. Die anfänglich im Bindegewebe eingelagerten Muskelzüge ziehen sich dabei zu einer dichten Lage um das Darmepithel herum zusammen, während anderseits auf dem Herzquerschnitte nunmehr die typische Herzmuskulatur auftritt. Damit kommen wir zu den Verhältnissen, wie sie in Fig. 13 zum Ausdruck gebracht sind. Von der Typhlosolis abgesehen, hat die Darmmuskulatur auf dem ganzen Umfange eine gleichmäßige Ausdehnung angenommen. Die Typhlosolis ist wieder von dem schon bekannten, straffen, fibrillären Bindegewebe erfüllt. Auf der concaven Seite hingegen finden wir nunmehr eine typisch ausgebildete Muskulatur, hinter der, im Gegensatz zu allen andern Partien des Darmkanals das

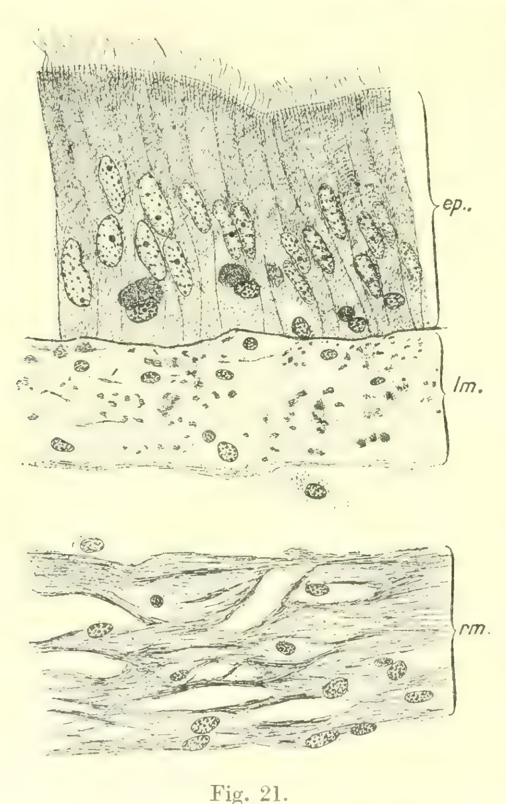


Fig. 21.

Darmepithel und Muskulatur im Herzlumen. *ep*, Epithel; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur.

Bindegewebe ganz bedeutend zurücktritt. Ein Teil dieser Muskulatur mit dem darüberliegenden Epithel ist in Fig. 21 wiedergegeben. Unter dem Epithel läßt sich zunächst eine Schicht längsförmig verlaufender Muskelfasern beobachten, die im Bilde (Fig. 21 *lm*), durch die punktförmigen oder punktgruppenförmigen Querschnitte angedeutet sind. In diese Schicht, wie auch in die Ringmuskelschicht (Fig. 21 *rm*) eingebettet, liegen Zellen mit hellerem Protoplasma, die teils Bindegewebszellen, teils Lymphzellen sind, was sich nur durch das amöboid veränderliche Protoplasma der Lymphzellen feststellen läßt. Der Zwischenraum zwischen den beiden Muskellagen (Fig. 21 *lm* u. *rm*) ist wohl ein Kunstprodukt, obwohl sämtliche Präparate aus dieser Gegend ein Loslösen der beiden Schichten voneinander zeigen. Um die ganze concave Seite herumgreifend, verlieren sich diese beiden Schichten auf der ventralen Seite, indem sie dort allmählich in das fibrilläre Bindegewebe der Typhlosolis übergehen.

Es ist also zu betonen, daß hier eine Ausnahme von der Bemerkung von Vogt und Yung vorliegt, indem hier die Längsfaserlage innen, die Ringfaserlage außen liegt.

Beim Austritt aus dem Herzen nun treten ganz ähnliche Verhältnisse auf wie beim Eintritt. Hier erfolgt nunmehr dorsal eine Vereinigung der Darmmuskulatur mit den Ausläufern der Herzmuskulatur. Dadurch tritt allmählich nunmehr von der dorsalen Seite nach der ventralen fortschreitend die vorhin deutliche Anordnung der Muskulatur wieder zurück. Durch das Hinzukommen reicheren Bindegewebes, wie es sich ähnlich auch beim Eintritt des Darmes ins Herz fand, treten Bilder zutage, auf die sich, wie bei Fig. 12, kaum ein bestimmtes Schema anwenden läßt. Inwieweit beim Eintritt wie auch beim Austritt aus dem Herzen die Herzmuskulatur an der Bildung der Darmmuskulatur beteiligt ist, könnte genauer nur auf embryologischen Stadien ermittelt werden. Beim ausgewachsenen Tier an den betreffenden Stellen die beiden Muskelpartien streng voneinander zu sondern, dürfte wohl ziemlich ausgeschlossen sein.

Abgesehen von dem fibrillären Bindegewebe in der Typhlosolis zeigt schließlich der letzte Teil des Enddarms, wie dies auch Vogt und Yung angeben, ähnliche Verhältnisse wie der Oesophagus, d. h. etwas deutlicher als sonst ausgebildet eine innere Ringfaserlage und eine äußere Längsfaserschicht, allerdings in größerer Ausdehnung als am Oesophagus. Zu betonen ist auch hier das reichere Auftreten von Bindegewebe, in das die Muskelzüge eingelagert sind. Unmittelbar am After schließlich finden sich einige starke ringförmig verlaufende

Muskelbündel, die wohl dazu dienen, den Verschluß des Afters herbeizuführen.

c. Die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung.

1. Die Resorption der Nahrung.

Wie schon eingangs erwähnt, ist unsere Kenntnis über die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung speziell bei den Lamellibranchiaten durchaus lückenhaft. Ich war daher im folgenden gezwungen, mich im wesentlichen auf meine eignen Beobachtungen zu beschränken und fand nur in den Arbeiten über das »Grünen der Austern«, besonders in der letzten Arbeit von Carazzi eine Stütze für meine Beobachtungen.

An die Spitze der ganzen Untersuchungen kann man den Satz stellen, daß alle Zellen des Darmes mit Ausnahme der gerade sezernierenden Zellen, die allerdings, wie wir weiter unten sehen werden, sehr oft einen erheblichen Teil der Darmepithelzellen ausmachen, imstande sind, Nahrungsbestandteile aufzunehmen. Von diesem allgemeinen Ergebnis sind nur zwei Partien auszunehmen: einmal die schon mehrfach erwähnten Zellen unter dem Secretbelag im Magen, und zweitens auch die Zellen der Kristallstielfalte, obwohl diese im oberen Teile, wenn auch sehr spärlich, körnige Einschlüsse zeigen. Von dem Letzteren weiter unten mehr.

Das erste Anzeichen aufgenommener Nahrung tritt auf als kleine mit Osmiumsäure geschwärzte, also Fette enthaltende Tröpfchen, vornehmlich im oberen Teil der Zelle zwischen Kern und Faserwurzelapparat. Zu betonen ist hier, daß in den Zellen die Region des Wimperapparates frei bleibt von diesen Körnchen, daß also die in einem uns unbekannten, flüssigen Zustande durch den obersten Teil der Zelle resorbierte Nahrung sich erst unterhalb des Faserwurzelapparates zu Tröpfchen kondensiert, die durch Osmiumsäure die Reaktion auf Fett zeigen. Dafür, daß alle Zellen des Darmes Nahrung aufnehmen, einige Belege. Fig. 22 zeigt die schon mehrfach erwähnten niedrigen Zellen aus dem Oesophagus. Die obere Partie der Zellen ist mit durch Osmiumsäure geschwärzten Nahrungströpfchen angefüllt. Die Region des Wimperapparates ist durchweg frei von diesen Tröpfchen, und nur in geringer Anzahl finden sie sich im basalen Teil der Zelle. Stets handelt es sich um ganz kugelige Tröpfchen. In ganz besonderer Weise jedoch sind die Magenzellen an der Nahrungsaufnahme beteiligt. Fig. 23 zeigt mehrere Zellen, die der ventralen Seite des Magens und zwar dem großen Wulst (Fig. 6) entnommen sind, in regster Nahrungsaufnahme. Noch instruktiver als in Fig. 22 tritt hier wiederum deutlich hervor,

wie die Körnchen den ganzen Wimperapparat frei lassen und sich zwischen Kern und Faserwurzelapparat anhäufen, während dagegen ihr Vorkommen im unteren Teil der Zelle als spärlich zu bezeichnen ist.

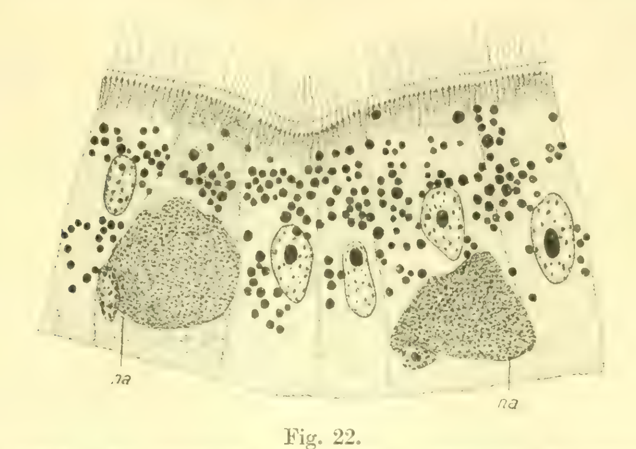


Fig. 22.
Niedrige Zellen aus dem Oesophagus. Fettresorption. Nahrungsballen (*na*) innerhalb von Leucocyten.

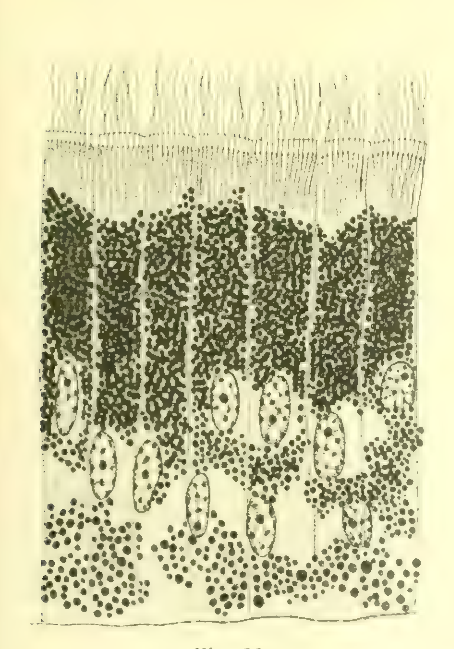


Fig. 23.
Ventraler Wulst des Magens. Fettresorption. Intracelluläre Faserzone frei von Tröpfchen.

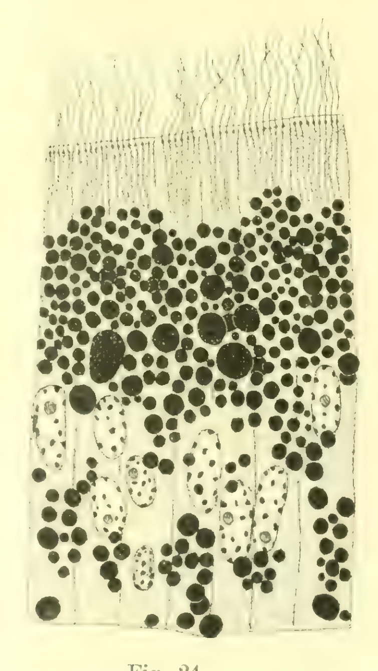


Fig. 24.
Magen. Fettresorption. Sonst wie Fig. 23. Tröpfchen zu größern Tropfen zusammengeballt.

Die anfangs sehr kleinen Körnchen ballen sich weiterhin bei intensiver Ernährung zu größeren Tropfen zusammen, und es kommen dadurch Bilder zustande von einer Überladung der Zellen mit fetthaltiger Nahrung (vgl. Gurwitsch, S. 133 und Brasil, Fig. 20). Ein solches Bild, das allerdings die $1^1/_2$fache Vergrößerung von Fig. 23 besitzt und das ebenfalls dem ventralen Teile des Magens entstammt, habe ich in Fig. 24 wiedergegeben. Auch hier lassen die verhältnismäßig großen Tropfen den Wimperapparat vollkommen frei und finden sich vor allem reichlich in der Zone zwischen Kern und Faserwurzelapparat.

An den beiden letztgenannten Bildern schienen mir die Kerne etwas chromatinärmer zu sein (vgl. Gurwitsch, S. 133).

Die Anhäufung von Fettröpfchen in dem oberen begrenzten Teil der Zelle tritt auch besonders deutlich hervor an Fig. 25, die bei schwä-



Fig. 25.
Dünndarm. Zottenbildung und Fettresorption.

cherer Vergrößerung dem Anfange des Dünndarmes entnommen ist. Im oberen Teil des hier, aber nicht durchgehends, zottig ausgebildeten Epithels finden sich zahlreiche schwarze Tröpfchen dicht gelagert, während nach unten hin die Zellen absolut frei von jeglichen Fremdbestandteilen sind. Aus derselben Region, nur stärker vergrößert, stammt Fig. 45. Die Wimperzellen wechseln hier ab mit secernierenden Zellen. Für die Lage der Tröpfchen in der Zelle gilt hier wieder genau dasselbe, wie bei den vorigen Bildern. Auffallend ist hier indessen, daß auch die secernierenden Zellen diese aufgenommenen Tröpfchen zeigen. Da sich nicht gut annehmen läßt, daß Zellen in Secretion auch gleichzeitig befähigt sein sollen, Nahrung aufzunehmen, so möchte ich vermuten, daß die secernierenden Zellen jungen Ursprungs sind und als Wimperzellen die Nahrung aufgenommen haben. In Einklang damit steht, daß die Tröpfchen hier nicht gleichmäßig von Osmiumsäure geschwärzt waren, sondern, wie ich es häufiger beobachten konnte, alle

Nuancierungen von schwarz bis zum hellen braun aufwiesen, offenbar ein Zeichen der bei den einzelnen Tröpfchen verschieden weit vorgerückten Verdauung. Aus dem Enddarm schließlich, in dem man keine Nahrungsaufnahme mehr vermuten sollte, stammen die Bilder Fig. 50 und 51, letztere bei mittlerer, erstere bei stärkerer Vergrößerung. Auch hier haben wir es, wie bei dem Bilde aus dem Dünndarm, mit einer schon vorgeschrittenen Verdauung zu tun, denn die Zellen, die der stark secernierenden concaven Seite des Enddarms im Herzen (Fig. 51), aus der Nähe des Afters (Fig. 50) entstammen, sind schon ganz (Fig. 51) oder teilweise (Fig. 50) zur Secretion übergegangen. Die massigsten Anhäufungen solcher mit Osmiumsäure geschwärzten Nahrungströpfchen finde ich allerdings im Magen. Meine Bilder aus dem Dünndarm und aus dem Enddarm zeigen jedoch, daß auch der übrige Teil des Darmkanals zu einem beträchtlichen Teil an der Resorption gelöster Nahrung Anteil nimmt. Dem gegenüber zitiere ich einen Satz W. BIEDERMANNS (S. 1026) »Die oft außergewöhnliche Länge des Darmes (bei den Lamellibranchiern) läßt es kaum zweifelhaft erscheinen, daß er als Resorptionsorgan eine wichtige Rolle spielt, doch bietet die histologische Beschaffenheit seines Epithels für eine solche, wohl sehr berechtigte Vermutung, keinerlei sichere Anhaltspunkte, indem geformte Einschlüsse, wie sie sonst so häufig im Darmepithel bei Wirbellosen gefunden werden, hier immer zu fehlen scheinen.« Diese Angabe aus neuester Zeit, die sich nach dem Vorhergehenden natürlich nicht halten läßt, zeigt am besten, daß über die Nahrungsaufnahme der Lamellibranchier bisher keine positiven Angaben vorlagen.

Für die Physiologie der Verdauung bemerkenswert scheint mir, daß ich im Kristallstieldarm an meinen Präparaten ohne Ausnahme eine Fettreaktion durch Osmiumsäure nicht beobachtet habe. Entweder spielt hier die fermentative Wirkung des Lebersecretes eine Rolle oder die des Kristallstieles oder beide zusammen. In dem Epithel der Nahrungsrinne und der beiden Typhlosolen finde ich zwar auch in dem oberen Teil der Zelle aufgenommene Nahrungströpfchen, die hinsichtlich der Größe mit den von Osmiumsäure geschwärzten Tröpfchen wohl übereinstimmen, aber stets einen gelbbraunen Farbton haben.

Wie schon erwähnt, nehmen je nach dem Zustande der Verdauung die mit Osmiumsäure geschwärzten Tröpfchen an Färbung ab, werden auch scheinbar kleiner und im weiteren Verlaufe ballen sich diese Körnchen zu größeren kompakten Klumpen zusammen, die im proximalen Teile der Zelle lagern. Das leitet uns hinüber zu einer andern noch bemerkenswerteren Erscheinung.

2. Die Nahrungsballen innerhalb der Epithelzellen.

Findet man die eben geschilderten Vorgänge bei der Resorption von gelöster Nahrung in der Regel nur beim normal ernährten Tier, so gewahrt man bei allen Tieren, auch bei solchen, die einige Zeit gehungert haben, im Epithel des Darmes und zwar von den beiden vorhin erwähnten Ausnahmen abgesehen, d. h. der Kristallstielfalte und den secernierenden Zellen des Secretbelages, vom äußersten Beginn des Oesophagus bis zum After gelbbraune, unregelmäßig geformte klumpige Nahrungsballen, die mitunter außerordentlich zahlreich auftreten und große Dimensionen annehmen können. Lagen die Nahrungströpfchen in der Hauptsache zwischen Wimperapparat und Kern, so gilt für diese Nahrungsballen, die sich nach EHRHARDS und meinen Beobachtungen beim hungernden Tier oft monatelang erhalten können, daß sie in der Regel vom Kern basalwärts gefunden werden und dort infolge ihrer Größe sehr oft die Zellgrenzen deformieren. Wie schon erwähnt, kommen sie überall vor. Aus dem Anfange des Oesophagus stammt Fig. 43. Schon hier erkennen wir, daß die Ballen sich längere Zeit in den Epithelzellen halten können, denn die Zellen, die sie beherbergen, sind schon zu secretorischer Funktion übergegangen. Verhältnismäßig große Ballen zeigt ferner das schon mehrfach erwähnte Bild (Fig. 22) aus dem Übergang in den Magen, ebenso in noch umfangreicheren Dimensionen die Fig. 26 von der größeren Typhlosolis des Kristallstieldarmes. Dort haben die Nahrungsballen durch ihre Größe die Zellgrenzen deformiert. Wir finden diese Nahrungsballen ebenfalls wieder in den Fig. 29, 30, 32 aus dem Dünndarm, in Fig. 21 und 51 aus dem Rectum. Stellenweise können sich solche Nahrungs-

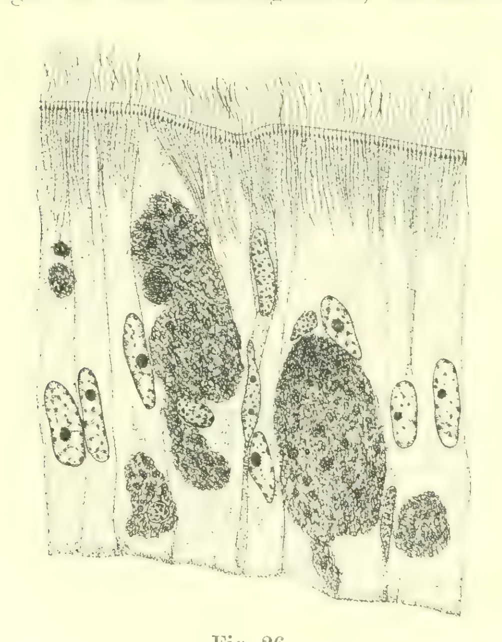


Fig. 26.
Kristallstieldarm. Größere Typhlosolis. Nahrungsballen mit Kernen von Lymphzellen. Zellgrenzen durch die Nahrungsballen zum Teil deformiert.

ballen ununterbrochen in jeder Epithelzelle finden. Dicht neben jedem Nahrungsballen nun findet man schon bei schwächerer Vergrößerung einen Zellkern, der kleiner ist als die Kerne der Epithelzellen und sich von ihnen durch seine dunklere Färbung unterscheidet. Diese stärkere Färbung wird hervorgerufen durch reicheren Gehalt an Chromatin.

(Vgl. daraufhin die Fig. 21, 22, 26, 29, 30, 43, 51, in die alle diese Verhältnisse möglichst genau mit dem Zeichenapparat eingetragen sind.)

Die außerordentlich wenigen Fälle, wo kein Kern neben einem solchen Nahrungsballen festzustellen ist, erkläre ich dadurch, daß er abgeschnitten wurde, zumal es sich mit wenigen Ausnahmen um eine Schnittdicke von 3 μ handelt. Für diese auffallende Tatsache suchte ich nach einer Erklärung.

3. Beförderung der Nahrung durch Lymphzellen (Phagocytose).

Durch das Bild Fig. 27, das dem Dünndarm entnommen ist und zwei solcher Zellen zeigt, die einen umfangreichen Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufgenommen haben und ihn durch die Basalmembran heraus ins Bindegewebe schleppen, legt die Vermutung nahe, daß hierbei eine Phagocytose stattfindet. Auf diese Verhältnisse bezieht sich wohl eine Bemerkung bei SCHNEIDER (S. 548): »Zwischen allen Zellen finden sich meist geräumige Intercellularlücken, in denen häufig Lymphzellen, manchmal in beträchtlicher Anzahl vorkommen.« Nebenbei erwähne ich, daß die Beobachtung von Intercellularlücken auf einem Irrtum beruhen muß. Die Epithelzellen schließen ohne Ausnahme absolut dicht. Außerdem gibt EHRHARD an (S. 319): »In die Zellen können Wanderzellen mit lappigen Kernen eindringen, genau wie sie CARRAZZI im Darm und in den Kiemen von *Ostrea* darstellt. Diese erzeugen bisweilen um sich einen hellen Hof im Protoplasma.«



Fig. 27.
Dünndarm. Auswanderung von Lymphzellen mit Nahrungsballen aus dem Epithel ins Bindegewebe.

Über die Bedeutung dieser Zellen

und ihren Zusammenhang mit den Nahrungsballen geben beide Autoren keinen Aufschluß. Auf CARRAZZI habe ich weiter unten ausführlicher zurückzukommen.

Durch Beobachtung der Basalmembran, bzw., wo eine solche fehlt, der Zellbasis, konnte ich bald eine ganze Reihe von Stadien finden, die ganz deutlich diesen Prozeß des Einwanderns von Zellen, die wir zunächst als Wanderzellen bezeichnen wollen, erkennen ließen. Einige dieser Bilder habe ich bei sehr starker Vergrößerung in den Fig. 28—32 wiedergegeben. Ich betone hier, daß die zu beschreibenden Vorgänge mit den schon erwähnten Ausnahmen für den ganzen Darmkanal gültig sind, und es kann daher von dem bisher beobachteten Prinzip, die einzelnen Darmabschnitte nacheinander durchzusprechen, hier abgewichen werden.



Fig. 28.
Dünndarm: Einwanderung von Lymphzellen ins Epithel. Die Zelle hat die Basalmembran durchbrochen.



Fig. 29.
Dünndarm. Wie Fig. 28. In den Epithelzellen Lymphzellen mit Nahrungsballen.

Um Platz zu sparen, wurden die hohen Epithelzellen nicht ganz gezeichnet, sondern ich habe mich auf den unteren Teil der Zelle bis zum Kern hin beschränkt, zumal es mir auf diesen Teil allein ankommt. Fig. 28 zeigt in der Nähe der hier sehr stark entwickelten Basalmembran (Fig. 28, 29, 30 und 31 stammen aus dem Dünndarm, Fig. 30 von der convexen Seite des Enddarms) zwei solcher Wanderzellen, die stets ein sehr helles Protoplasma besitzen. Der links gelegene Kern ist vermutlich deshalb etwas kleiner, weil ein Teil abgeschnitten ist. Bemerkenswert ist nun, daß das Protoplasma der größeren Zelle bereits die Basalmembran aufgelöst hat und sich anschickt, in das Epithel ein-

zuwandern. Daß der Prozeß, d. h. die Wanderung in dieser Richtung erfolgt, ist wohl über jeden Zweifel erhaben, denn aus dem Epithel können die Zellen schlechterdings nicht kommen. Auffallend ist ferner die langgestreckte Gestalt, die der Kern angenommen hat, wohl deshalb, um beim Einwandern der Zelle durch die Basalmembran möglichst wenig Widerstand zu bieten.



Fig. 30.
Enddarm. Typhlosolis. Wie Fig. 28 u. 29.

Ein ganz ähnliches Bild zeigt auch Fig. 29. Innerhalb der Epithelzellen finden wir bereits zwei solcher Wanderzellen, die die gelbbraun bis braunschwarzen Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufgenommen haben. Eine dritte Wanderzelle hat bereits mit einem pseudopodienähnlichen Fortsatz ihres sehr hellen Protoplasmas die Basalmembran aufgelöst und ist im Begriff, in die Epithelzelle einzuwandern. Ein drittes, ganz entsprechendes Bild (Fig. 30) stammt von der Typhlosolis des Enddarms, wo die Zellen, wie schon erwähnt, einem straffen fibrillären Bindegewebe in der Regel ohne Basalmembran unmittelbar aufsitzen. Auch hier ist wieder bemerkenswert das helle Protoplasma der Wanderzelle und die Form, die der Kern angenommen hat, um möglichst ohne allzu großen Widerstand in die Epithelzelle eindringen zu können. Auch hier finden wir in einer Epithelzelle eine andre Wanderzelle, die zwei Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufgenommen hat (Fig. 30).

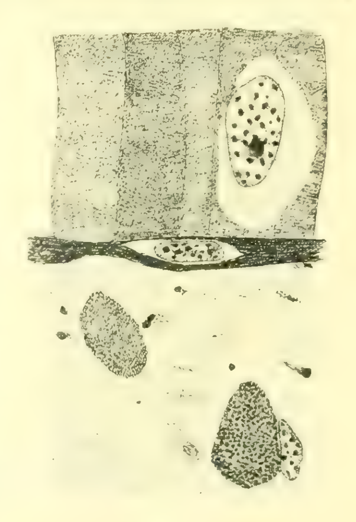


Fig. 31.
Dünndarm. Lymphzelle im Epithel ohne Nahrungsballen, im Bindegewebe mit Nahrungsballen. Eine dritte Lymphzelle einwandernd grade in der Basalmembran.

Man kann natürlich darüber im Zweifel sein und es ist mit Sicherheit aus den Präparaten nicht zu entscheiden, ob die Lymphzellen direkt in die Epithelzellen eindringen oder sich zwischen sie drängen. Da jedoch die Lymphzellen die sicher innerhalb

der Epithelzellen gelegenen Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufnehmen, so dürfte wohl eine direkte Einwanderung in die Epithelzellen das wahrscheinlichere sein.

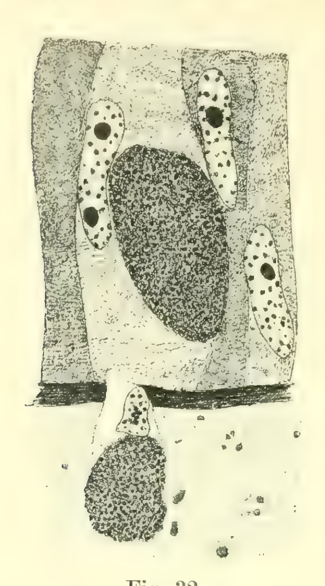


Fig. 32.
Dünndarm: Lymphzelle mit Nahrungsballen auswandernd. Innerhalb der Zelle ein weiterer großer Nahrungsballen.

Häufig läßt sich indessen auch beobachten, wie diese Zellen noch frei von Nahrungsballen mit ihrem hellen Protoplasma in dem dunklen der Epithelzellen liegen. Das meint wohl EHRHARD, wenn er sagt (S. 319): «Diese erzeugen bisweilen um sich einen hellen Hof im Protoplasma.« Eine solche Wanderzelle mit hellem Protoplasma in der Epithelzelle zeigt Fig. 31, die außerdem gerade eine in der Grenze der Basalmembran liegende Zelle aufweist mit ebenfalls sehr hellem Protoplasma.

Sind diese Wanderzellen nun in den Epithelzellen angelangt, so sieht man sehr bald ihr Protoplasma mit gelbbraunen oder dunkelbraunen Nahrungsballen erfüllt, weshalb dann auch die Grenzen ihres Protoplasmas gegen das der Epithelzellen nicht mehr zu erkennen sind oder nur durch die Umrisse des aufgenommenen Nahrungsballens in etwas angedeutet werden.



Fig. 33.
Masche des lacunären Bindegewebes, in das der Darm eingebettet liegt mit Lymphzellen mit Nahrungsballen.

Haben sie sich vollgefressen, so beginnt, ob direkt, ob später, vermag ich nicht zu sagen, da sie sich allem Anschein nach ohne merkliche Veränderung sehr lange in den Epithelzellen aufhalten können, die Auswanderung aus dem Epithel mitsamt den aufgenommenen Nahrungsballen. Auch dafür habe ich eine Reihe Bilder beobachten können.

Ich verwies schon auf Fig. 27, die recht anschaulich zeigt, wie die beiden Wanderzellen den Nahrungsballen aus der Epithelzelle heraus-

befördern. Ferner verweise ich auf Fig. 32, in der eine Wanderzelle mit einem aufgenommenen Nahrungsballen eben durch die Basalmembran

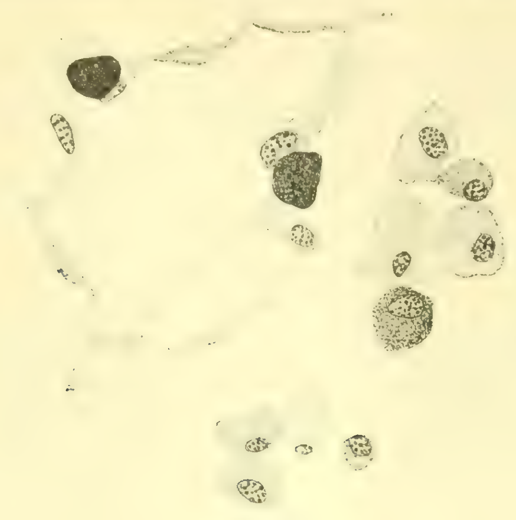


Fig. 34.

Wie 33, stärker vergrößert. Lymphzellen mit und ohne Nahrungsballen auf den Maschen und innerhalb der Lumina.



Fig. 35.

Kleineres Blutgefäß aus der Nähe des Oesophagus. Lymphzellen mit Nahrungsballen im Lumen.

hindurchgewandert ist. Daß der darüber liegende umfangreiche Nahrungsballen in der Epithelzelle keinen Kern einer Wanderzelle

aufweist, wird wohl nur daran liegen, daß er fortgeschnitten ist. (Es handelt sich um eine Schnittdicke von 3 μ.) In Fig. 31 ist ein solcher Nahrungsballen im Innern der Wanderzelle bereits weiter ins Bindegewebe hinein gelangt.

Es erhebt sich nun die Frage: Wo bleiben diese Wanderzellen mit ihren aufgenommenen Nahrungsballen? Vom Darm ausgehend, habe ich ihre Existenz im ganzen umgebenden Bindegewebe feststellen können und zwar mitunter sehr häufig (Fig. 20, 31, 33). Dabei konnte ich ein Abnehmen der Färbung der Nahrungsballen feststellen, je weiter sie sich vom Darmepithel entfernten. Um ihrem weiteren Schicksal auf die Spur zu kommen, beschränkte ich mich nicht auf das eigentliche Darmbindegewebe, sondern verfolgte die Wanderzellen mit den aufgenommenen Nahrungspartikelchen auch im lacunären Bindegewebe, das nach Vogt und Yung von der Blutflüssigkeit des Tieres durchspült wird. So fand ich diese Wanderzellen zunächst auf den Maschen des lacunären Gewebes, dann aber auch frei in den Lumina liegend. In Fig. 33 habe ich eine Masche dieses Gewebes mit mehreren daraufliegenden Wanderzellen gezeichnet, die Nahrungsballen mit verschieden braunem Farbton in sich aufgenommen haben. Bedeutend stärker vergrößert habe ich einen Teil einer Masche mit angrenzendem Lumen in Fig. 34 dargestellt. Zwei Wanderzellen mit noch verhältnismäßig dunkelbraun gefärbten Nahrungsballen liegen noch auf den Maschen, während einige andre mit allen Abstufungen blasser gewordener Einschlüsse sich innerhalb des Lumens unter gewöhnlichen Lymphzellen befinden.

Weiterhin konnte ich diese Wanderzellen beobachten in den Blutbahnen, ja auch in der großen Aorta und im Herzen. Fig. 35 zeigt ein kleineres Blutgefäß aus der Nähe des Oesophagusepithels, das in seinem Lumen wiederum die Wanderzellen zeigt, mit mehr oder weniger blasser gewordenen Einschlüssen. Daher möchte ich vermuten, und ich glaube, nach meinen übereinstimmenden Beobachtungen mit einiger Wahrscheinlichkeit, daß diese Wanderzellen, in denen ich nichts andres als Lymphzellen erblicke, durch das Capillarsystem in die Blutbahnen gelangen, wo der von ihnen aufgenommene Nahrungsballen noch weiter einer intracellulären Verdauung anheimfällt. Vier solcher einzelner Amöbocyten in verschiedenen Stadien der intracellulären Verdauung der aufgenommenen Nahrung zeigen die Fig. 36—39, von denen Fig. 36, 37, 39 aus dem Darmabschnitt im Herzlumen stammen und sich in fortschreitender Entfernung vom Darmepithel nach dem Herzlumen hin fanden. Fig. 38 entstammt dem Bindegewebe der Leber. Die Figuren zeigen ein allmähliches Aufspalten des ehemals kompakten

Nahrungsballens und einen Zerfall in kleinere kugelige Ballen mit gleichzeitigem Blasserwerden. Ob diese Verdauung bis zum Ende verläuft, oder ob Exeretstoffe von den Lymphzellen noch an das BOJANUSsche Organ abgegeben werden, ob ferner die hier beschriebene beobachtete Phagocytose mit ähnlichen von DE BRUYNE im Mantel und den Kiemen von *Anodonta* am Lebenden beobachteten Erscheinungen in Zusammenhang steht, müßte auf Grund spezieller Untersuchung vor allem des ganzen Bindegewebes von *Anodonta* festgestellt werden.

Von den Beobachtungen habe ich nur das mitzuteilen versucht, was mir als sicher erschien. Eine Stütze finde ich dafür vor allem in

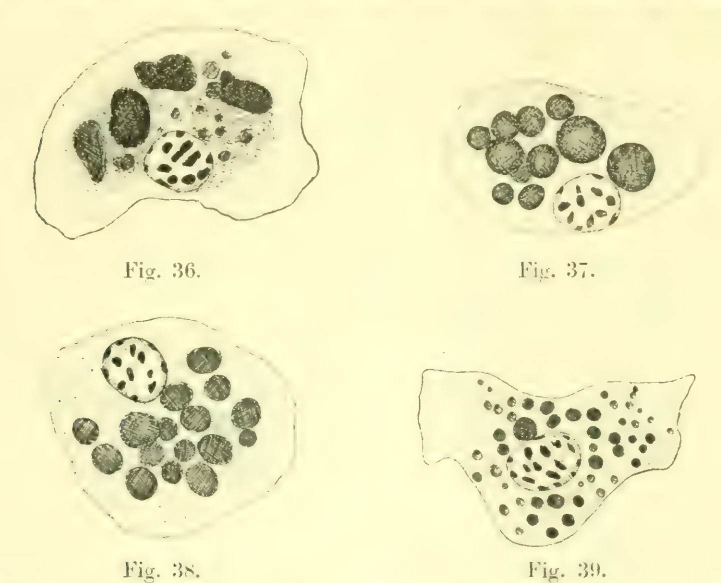


Fig. 36. Fig. 37. Fig. 38. Fig. 39.

Verdauung der Nahrungsballen innerhalb der Lymphzellen unter Zerbröckelung und Abnahme der Färbung. Fig. 36, 37 u. 39 aus der Nähe des Darmes. Fig. 38 aus dem Leberbindegewebe.

der letzten Arbeit über das Grünen der Austern von CARAZZI. Worin der Farbstoff besteht, der das Grünen hervorruft, interessiert uns hier nicht. Ich greife daher hier nur kurz das Morphologische heraus, indem ich mich auf die CARAZZIschen Figuren und auf die Zusammenfassung bei W. BIEDERMANN stütze.

Unter dem Wimperapparat der Darmepithelzelle der Auster sammeln sich in einer bestimmten Zone feine grüne Körnchen an, die sich nach dem basalen Ende der Zellen zu größeren Körnchen zusammenballen (CARAZZI, Fig. 12) und von Amöbocyten, die in das Epithel eindringen, aufgenommen werden. Alsdann wandern die Amöbocyten mit den grünen Körnchen aus dem Epithel in das Bindegewebe und

gelangen schließlich auch in die Blutbahnen (CARAZZI, Fig. 18). Zuletzt finden sie sich auch in der Leber, deren Grünfärbung erst sekundär von den mit grünen Körnchen beladenen Amöbocyten veranlaßt werden soll. Wir haben es also auch hier bezüglich der Phagocytose in den Darmepithelzellen mit einem ganz analogen Vorgang zu tun, wie ich ihn bei *Anodonta* beobachten konnte. Möglicherweise haben wir es in dieser Phagocytose mit einem ganz allgemeinen Vorgang bei den Lamellibranchiern zu tun, auf den nur bei den Austern infolge der damit verbundenen Grünfärbung des Tieres eher die Aufmerksamkeit gerichtet wurde. Anschließend daran, daß CARAZZI der grün gefärbten Substanz die Bedeutung eines Nährstoffes beimißt, was also mit meinen Beobachtungen, wo es sich um einfache Nahrungsballen handelt, vollkommen übereinstimmt, sagt BIEDERMANN (S. 1040): »Sollte es sich herausstellen, daß die erwähnte Auffassung CARAZZIS Berechtigung hat, so würde es sich um ein sehr klares Beispiel dafür handeln, daß amöboide Wanderzellen unter Umständen beim Transport von Assimilationsmaterial eine wesentliche Rolle spielen.«

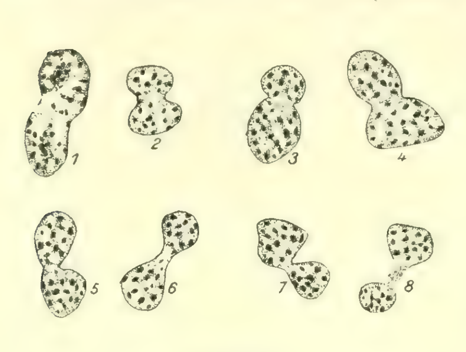


Fig. 40.
Amitotische Teilung von Lymphzellkernen.

Zum Schluß sei noch erwähnt: Unter den sich reichlich in der Nähe des Darmes findenden Wanderzellen fand sich eine Reihe von Stadien amitotischer Kernteilung, wie ich es in Übereinstimmung mit den Beobachtungen CARAZZIS, der für die Kerne der Wanderzellen ebenfalls amitotische Teilung angibt, deuten möchte. Eine Reihe solcher Stadien sind in Fig. 40 zusammengestellt.

Fassen wir das Ergebnis dieses Abschnittes kurz zusammen, so bietet sich die morphologische Seite der Nahrungsaufnahme folgendermaßen dar: In flüssigem Zustande wird die Nahrung ohne irgendeine sichtbare Veränderung des Wimperapparates von sämtlichen Flimmerzellen des Darmkanals, die Kristallstielfalte ausgenommen, resorbiert und kondensiert sich erst unterhalb des Faserwurzelapparates zu kleinen Tröpfchen, die mit Ausnahme des Kristallstieldarmes von Osmiumsäure geschwärzt werden. Diese vermutlich Fett enthaltenden Tröpfchen ballen sich bei intensiver Ernährung zu größeren Tropfen zusammen. Das allmähliche Blasserwerden nach dem basalen Ende

der Zelle hin deutet auf eine Verarbeitung der leichter verdaulichen Fette im Protoplasma der Epithelzellen hin. Zugleich nehmen die Einschlüsse an Umfang ab. Immer mehr in einen braungelben Farbton übergehend, sammeln sie sich im unteren Teil der Zelle zu kompakten Massen, den Nahrungsballen an. Um diesen Zeitpunkt dringen aus dem umgebenden Bindegewebe Lymphzellen mit amöboid beweglichen Protoplasma in das Epithel ein, nehmen die Nahrungsballen in sich auf, um dann nach kürzerer oder längerer Zeit aus dem Epithel wieder ins Bindegewebe auszuwandern. Bei der nun folgenden Wanderung in das gesamte Bindegewebe des Tieres, das Capillarsystem und die Blutbahnen, nehmen die Einschlüsse des Protoplasmas unter dem Einfluß der intracellulären Verarbeitung allmählich eine blassere Färbung an und spalten sich in größere und schließlich in kleine Tröpfchen, die immer blasser werden und schließlich einen hellgelben Ton annehmen oder auch ganz zu verschwinden scheinen. Auf Grund dieser Beobachtungen vermute ich, daß der ganze Vorgang nichts andres bezweckt, als eine möglichst gleichmäßige Verteilung von Assimilationsmaterial innerhalb des ganzen Tierkörpers. Damit soll aber nicht gesagt werden, daß die Verdauung ausschließlich auf diese Weise, sondern nicht auch innerhalb der Epithelzellen des Darmes bewerkstelligt würde, sondern es darf wohl außerdem angenommen werden, daß auch innerhalb der Darmepithelzellen eine Verarbeitung und Resorption der Nahrungsbestandteile eintritt.

d. Die Secretion.

Wurde bei Behandlung der Nahrungsaufnahme gezeigt, daß mit Ausnahme geringer Partien der gesamte Darmkanal zur Resorption verflüssigter Nahrung befähigt ist, so scheint sich die Secretion in der Verteilung auf die einzelnen Darmabschnitte nach meinen Beobachtungen anders zu verhalten. W. Biedermann sagt darüber: »Überall finden sich zwischen den schlanken Flimmerzellen, wenn auch nur spärlich, secernierende Elemente (Schleimzellen) in verschiedenen Entwicklungsstadien eingestreut.« Inwieweit die Angabe für *Anodonta* gültig ist, wird im folgenden zu erläutern sein.

1. Oesophagus.

Stets haben sich hier secernierende Zellen gefunden in einer Anzahl, die man, wie es scheinen will, nicht gerade als spärlich bezeichnen kann, wenn sie einen nicht allzu kleinen Bruchteil des ganzen Epithels ausmachen.

Für alles weitere gültig, sei schon hier betont, daß diese secernierenden Zellen sowohl bei Hämatoxylin, als auch bei Safraninfärbung stets durch ihr bedeutend helleres Protoplasma sich von den übrigen Zellen auszeichnen und dadurch leicht erkenntlich sind. Während in demselben Präparat die einzelligen Drüsen des Fußepithels bei Hämatoxylin violett-blau, bei Safranin kirschrot gefärbt sind, nimmt diese Färbung beim Übergang des Körperepithels in das Oesophagusepithel allmählich ab, um einer ganz hellen Färbung, bzw. völligen Farblosigkeit Platz zu machen. In einigen Fällen ließ sich allerdings auch eine Färbbarkeit der secernierenden Elemente eine Strecke weit in den Oesophagus hinein feststellen. Betrachten wir ein secernierendes Epithel im Querschnitt (Fig. 41), so erkennen wir zunächst, daß die in Secretion befindlichen Zellen sich gegen die im Querschnitt polygonalen Nachbarzellen abgerundet haben und hier ebenfalls durch ihre auffallend helle Färbung geradezu als Lücken im Epithel erscheinen können. Ist das Querschnittsbild gerade in der Höhe der Basalkörper geführt, so bemerkt man, daß die abgerundeten Zellquerschnitte durch einen stärkeren Ring gegen die Nachbarzellen abgegrenzt sind. Wir haben hier nichts andres als die sogenannten Schlußleisten vor uns, d. h. um den oberen Teil unterhalb des Zellsaumes herumlaufende Verdickungen der Zellmembran, die besonders an secernierenden Zellen in verstärktem Maße hervortreten, aber auch an den ruhenden Zellen mitunter sehr deutlich zu erkennen sind (vgl. darüber auch Ehrhard, S. 316 und Fig. 1 in *W* u. *M*). Für ihre Bedeutung gibt es nach Ehrhard drei Ansichten: Erstens, sie sollen das Eindringen schädlicher Substanzen in die Intercellularlücken verhindern, zweitens, sie sollen zur Zellverkittung, drittens als formerhaltende Einrichtungen dienen. Wie schon erwähnt, erweist sich das Darmepithel als durchaus lückenlos, d. h. Intercellularräume existieren nicht, also wird dadurch die erste Auffassung für uns hinfällig. Die Annahme einer Verkittung ist nach Ehrhard aus dem Grunde mit Schwierigkeiten verknüpft, weil es zahlreiche Epithelien ohne diese Schlußleisten gibt. Im folgenden wird sich wiederholt Gelegenheit finden, auf Grund meiner Beobachtungen

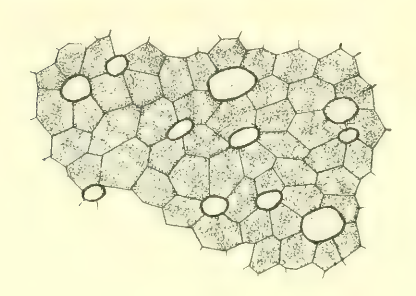


Fig. 41.
Oesophagus. Secernierendes Epithel im Querschnitt mit Schlußleisten. Die secernierenden Zellen abgerundet.

auf die formerhaltende Bedeutung der Schlußleisten hinzuweisen, zumal die Vorgänge der Secretion mit ihren wechselnden Druckverhältnissen dafür besonders geeignet sind.

Kehren wir zurück zur Betrachtung der secernierenden Zellen im Oesophagus. Schon hier will ich bemerken, daß das äußere Bild der Secretion in weitem Maße abhängig ist von den wechselnden Seitendruckverhältnissen, welche die secernierende Zelle in den einzelnen Darmpartien zu überwinden hat. Aus dem Übergang des Körperepithels in das Oesophagusepithel stammt Fig. 42. Die beiden secernierenden Zellen haben bedeutend größeren Querdurchmesser angenommen als die Nachbarzellen und haben durch ihren Seitendruck die Nachbarzellen concav zusammengedrückt. Bemerkenswert ist, daß sich der Durchmesser nach der Außenseite hin bedeutend verkleinert. Es ist diese Erscheinung auf die zusammenhaltende Wirkung der allerdings hier nicht sichtbaren Schlußleisten zurückzuführen. Die Kerne der beiden secernierenden Zellen sind im Gegensatz zu denen der Nachbarzellen mehr basalwärts gelagert, lassen aber hinsichtlich ihres Aussehens und ihrer Färbung keinen Unterschied vor denen der Nachbarzellen erkennen, wenn man davon absieht, daß sie sich infolge des ihnen gebotenen größeren Raumes etwas abgerundet haben.

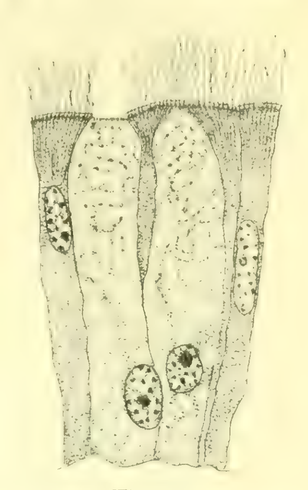


Fig. 42.
Secernierende Zellen vom Übergang des Oesophagusepithels in das Körperepithel.

Anschaulicher noch tritt die Form der secernierenden Zellen an den hohen schmalen Zellen aus dem Oesophagus zutage (Fig. 43): Schon früher wies ich darauf hin, daß diese gleichwohl im basalen Teil noch Lymphzellen mit Nahrungsballen beherbergen. Über die Form der Zellen läßt sich im Oesophagus folgendes sagen: Im basalen Teil den mannigfachsten Veränderungen unterworfen, verengert sich der Durchmesser in der Region zwischen Kern und Faserwurzelapparat beträchtlich, um dann wieder anzuschwellen, wobei die Nachbarzellen durch den Druck eingebuchtet werden (Fig. 43), um mit einer engeren Öffnung gegen das Darmlumen hin zu münden. Diese Verhältnisse scheinen überall da zu herrschen, wo die Zellen unter hohem seitlichen Druck stehen, wie es hier (Fig. 43) bei den hohen Zellen aus dem Oesophagus der Fall ist.

Recht deutlich sind hier zum Teil die Schlußleisten zu erkennen, als etwas stärkere Verdickungen als die Basalkörperchen, in deren Höhe sie liegen. Ferner tritt auch hier die mehr basale Lage der Kerne hervor. Im unteren Teil zeigen die Zellen unregelmäßige, alveoläre Strukturen des Protoplasmas, die Kerne eine mehr abgerundete Gestalt. Von dem ehemals vorhandenen Wimperapparat ist in diesen Zellen keine Spur mehr zu erkennen. Über die allmähliche Umwandlung von Wimperzellen in secernierende Zellen vergleiche die Ausführungen weiter unten.

Den oberen Teil einer secernierenden Zelle bei stärkerer Vergrößerung mit den beiden Nachbarzellen zeigt Fig. 44. Zunächst weise ich hin auf

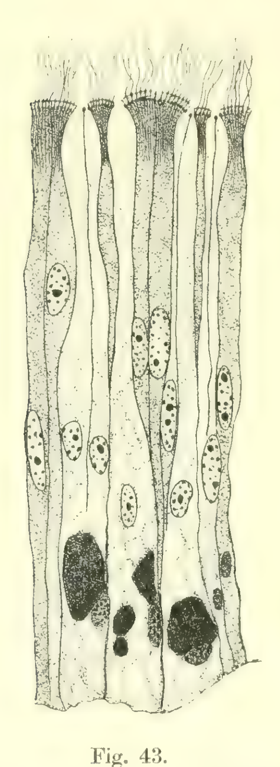


Fig. 43.
Oesophagus. Hohe, secernierende Zellen. Im basalen Teile Lymphzellen mit Nahrungsballen. Deutliche Schlußleisten.

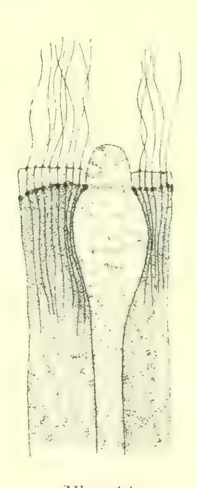


Fig. 44.
Oesophagus. Oberer Teil einer secernierenden Zelle mit wabiger Struktur. Starke Schlußleiste.

die eigenartige Form. In der Region zwischen Kern und Faserwurzelapparat eng, drückt die secernierende Zelle in der Region der Faserwurzeln die Nachbarzellen concav zusammen, um dann im obersten Teil von der hier außerordentlich kräftig entwickelten Schlußleiste zusammengehalten zu werden, die Ehrhard recht anschaulich mit einem Faßreifen vergleicht. Zugleich tritt hier (Fig. 44) unverkennbar ihre Lage unterhalb des Zellsaumes, der Cuticula hervor. Dadurch ist der hinausgepreßte Secrettropfen außerstande, die Zellen

an ihrer oberen Grenze zu deformieren, wodurch die Nachbarzellen ungehindert um die Secretion weiter die Locomotion der Nahrung besorgen können. In recht klarer Weise trat hier (Fig. 44) das nach GURWITSCH durch Auflösung der Mucingranula entstandene wabige Bild des Protoplasmas zutage. (Vgl. damit auch GURWITSCH, Fig. 101, die zu meinem Bilde im oberen Teil ein direktes Analogon liefert.) Besonders deutlich trat diese Struktur im oberen faßförmig angeschwollenen Teil hervor und wurde nach unten hin undeutlicher. Solche Bilder, wenn auch nicht mit derselben schematischen Klarheit, konnte ich wiederholt beobachten.

2. Magen, Kristallstieldarm, Dünndarm.

Im Magen scheinen die sezernierenden Elemente, im Gegensatz zum Oesophagus, nur sehr spärlich vorzukommen. In den meisten Präparaten fehlten sie trotz sonstiger normaler Ernährungsbedingungen ganz und in den übrigen konnte ich sie mit Sicherheit auch nicht feststellen. Wenn wir daran denken, daß hier ja die Mitteldarmdrüse ihre umfangreichen Secretmassen in den Magen ergießt, so darf das nicht weiter befremden. Allerdings habe ich dabei den schon oft erwähnten besonderen Fall der Secretion im Magen ausgenommen, d. h. diejenigen Zellen, die den Secretbelag absondern. Hier liegen lauter secernierende Zellen nebeneinander (Fig. 14) und noch deutlicher als im Oesophagus treten hier die im Vergleich zum Zelldurchmesser sehr kräftig entwickelten Schlußleisten hervor. Mit GOLDSCHMIDT (nach EHRHARD, S. 316) möchte ich sie hier mit einem auf die Zellen aufgelegten Drahtgitter vergleichen. Hier kommt die formerhaltende Bedeutung der Schlußleisten wohl am anschaulichsten zum Ausdruck, indem dadurch ein Zusammenfließen der Zellen an ihrem oberen Ende verhindert wird. Aus den Zellen quellen Secrettropfen hervor, die offenbar dann miteinander verschmelzen und zu der Schichtung des Secretbelages Veranlassung geben. Die Kerne lagen hier nicht basalwärts, sondern alternierend in mittlerer Zellhöhe.

Was für den Magen gilt, läßt sich auch vom **Kristallstieldarm** aussagen; auch hier konnte ich secernierende Elemente nur sehr spärlich feststellen, in den meisten Fällen jedoch überhaupt nicht. (Auf die von mir vermutete Secretionstätigkeit des Epithels der Kristallstielfalte habe ich in dem speziellen Kapitel näher einzugehen.) Auch das ist wiederum erklärlich, wenn wir wohl mit Recht annehmen, daß die Versorgung mit den Secretmassen der Leber sich nicht allein auf den Magen, sondern auch noch auf den Kristallstieldarm erstreckt. Aber

auch im Dünndarm zeigen sich secernierende Elemente keineswegs häufig, in manchen Präparaten fehlten sie ganz. Gleichwohl scheinen sie je nach dem Ernährungszustande häufiger vorkommen zu können, wie ein Blick auf Fig. 45 lehrt, die dem Dünndarm entnommen ist. Ich hatte schon früher zu erwähnen, daß diese Secretzellen eigentümlicherweise noch reichlich aufgenommene Nahrungströpfchen zeigen, woraus man also schließen kann, daß diese secernierenden Zellen vor nicht allzulanger Zeit noch als Wimperzellen funktioniert haben müssen. Abgesehen von den Nahrungsballen, die, wie schon erwähnt, sich sehr lange im Epithel halten können, fand ich ältere secernierende Zellen stets frei von Einschlüssen. Auch hier haben die Secretzellen die Nachbarzellen concav zusammengedrückt und zeigen am oberen Ende nur eine enge Öffnung in das Darmlumen. Im übrigen kommt die an den betreffenden Elementen im Oesophagus ausgeprägte Form hier nicht so stark zur Geltung. Auch kann man hier nicht von einer mehr proximalen Lage des Kernes reden. Außerdem beschränkt sich hier die helle Färbung der secernierenden Zellen mehr auf den oberen Teil der Zelle, alles Anzeichen dafür, daß wir es hier mit ziemlich jungen Entwicklungsstadien zu tun haben. Auf älteren Stadien greift die helle Färbung auch auf den unteren Teil der Zelle über.

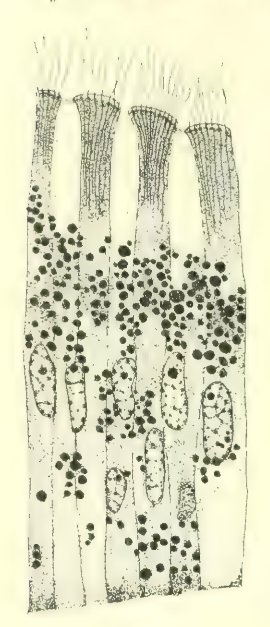


Fig. 45.
Dünndarm. Secernierende Zellen. — Fettresorption. Wimperzellen concav eingedrückt.

3. Enddarm.

Hier ändern sich sofort die Verhältnisse. Konnten wir schon im Oesophagus kaum mehr von einem spärlichen Auftreten secernierender Elemente reden, so wird dies hier bei dem massenhaften Vorkommen von Zellen, die sich in lebhaftester Secretion befinden, gänzlich hinfällig. Ich betone das mit Rücksicht auf die zu Anfang des Kapitels zitierte Biedermannsche Angabe. Dasselbe gilt auch für die Angabe von C. Schneider: »Das Enteroderm besteht aus hohen cylindrischen Nährzellen, zwischen denen in geringer Zahl, am Rectum gar nicht, Schleimzellen vorkommen.« Ich bemerke dazu nur, daß sämtliche noch von mir in diesem Abschnitt zu besprechenden Figuren (46—51)

aus dem Enddarm stammen und zwar die meisten aus dem letzten Teil. Da ich am Rectum secernierende Zellen nie vermißt habe, so ist mir diese Angabe SCHNEIDERS unverständlich.

Hatte ich früher gelegentlich der Mitteilungen über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen darauf hingewiesen, daß secernierende Zellen auf der concaven Seite bei weitem häufiger vorkommen, als auf der Typhlosolis und im Anschluß daran bemerkt, daß ich darin eine gewisse Arbeitsteilung erblicke, indem die Zellen der concaven Seite mehr die Secretion, die der Typhlosolis mehr die Fortbewegung der Nahrung übernehmen, so wurde mir bei speziellerem Studium der Secretionserscheinungen im Enddarm diese Auffassung immer wahrscheinlicher. Die größte Anzahl secernierender Zellen jedoch fand ich in den beiden Falten, d. h. dort, wo die Typhosolis in die concave Seite übergeht. Ausnahmslos war dort die Ansammlung von secernierenden Elementen mit Zottenbildung verbunden. Ich erinnere daran, daß das Epithel der Typhlosolis sich von dem der concaven Seite durch die stärkere Ausbildung seines Wimperapparates und durch die Convergenz seiner Faserwurzeln auszeichnet. Da bei der Umbildung von Wimperzellen zu secernierenden Elementen, wie wir sehen werden, die stärkere oder schwächere Ausbildung des Wimperapparates auf die Form der Umwandlung von Einfluß ist, so möchte ich die Verhältnisse auf der Typhlosolis und auf der concaven Seite gesondert besprechen.

a. Typhlosolis.

In einer zusammenfassenden Arbeit über die blasenförmige Secretion hat HENSCHEN Beobachtungen aus verschiedenen Tiergruppen zusammengestellt und da findet sich bei ihm über *Anodonta* folgendes: Erstes Zeichen beginnender Secretion dürfte auch hier dasjenige sein, daß eine helle Partie unter der Cuticula aufzutreten scheint. Dann sieht man kleine Bläschen, die sich zwischen den Basalknoten hervordrängen, indem sie die Cuticula vor sich hertreiben. Nach größerem oder kleinerem Zuwachs werden sie abgeschnürt, um dann zu bersten oder zu zerfallen.« Leider gibt HENSCHEN nicht genau an, welcher Gegend des Darmes er das Bild entnommen hat, und ich habe es trotz Bemühen auch aus dem beigegebenen Bilde (Fig. 5) nicht entnehmen können, da es an Schärfe zu wünschen übrig läßt. Da ich ähnliche Verhältnisse, wie sie HENSCHEN beschreibt, an den Zellen der Typhlosolis des Enddarmes beobachten konnte, so möchte ich vermuten, daß seinen Untersuchungen diese Zellen zugrunde gelegen haben. Mit

Henschen konnte ich auf der Typhlosolis ein Austreten von relativ großen Secretblasen aus den Flimmerzellen beobachten, ohne daß diese zuvor den Wimperapparat verloren hätten. Indessen konnte ich trotz vielem Bemühen nicht beobachten, daß die Secretblasen, wie es Henschen beschreibt, zwischen den Basalkörperchen austreten sollen, und in dieser Beziehung scheint mir Henschens Bild wenig überzeugend. Vielmehr bleibt der ganze Wimperapparat als solcher ein geschlossenes Ganze und die Secretblasen treten in dem freien Raum zwischen Wimperapparat und Schlußleiste aus, der sich an den Zellen der Typhlosolis in der Regel findet. Diese Art des Austrittes der Secretblasen konnte ich sehr häufig beobachten. Dadurch kommen Bilder zustande, wie ich eines in Fig. 46 wiedergegeben habe. Beiderseits aus der im oberen Abschnitt etwas heller gewordenen Zelle sehen wir zwischen Wimperapparat und Zellmembran Secrettropfen von ganz hellem Aussehen austreten, die sich durch ein dünnes Häutchen gegen das Darmlumen hin abgrenzen. Der ganze Wimperapparat zeigt kaum eine merkliche Veränderung. Während die Secrettropfen den über ihnen lagernden Teil der Cuticula vermutlich durch Auflösung beseitigt haben, ist sie oberhalb der Basalkörperchen noch vollständig erhalten. Nur die Wimpern sind, wohl infolge der Konservierung, untereinander verklebt.



Fig. 46.
Enddarm: Typhlosolis. Secretion bei konvergenten Faserwurzeln. Zwischen Schlußleiste und Wimperapparat austretende Tropfen.

Ich weise ferner wieder hin auf das deutliche Hervortreten der Schlußleiste (Fig. 46). Allerdings ist hier die Zelle im oberen Teil trotz der Schlußleiste verbreitert, aber wir müssen im Auge behalten, daß es sich hier um Zellen der Typhlosolis handelt, die unten notwendig auch unter normalen Bedingungen einen kleineren Querschnitt haben müssen als oben.

Ich suchte nun zu ergründen, ob die Wimperzelle nach einer solchen Secretion sich wieder restaurieren kann, oder ob sie einmal als Secretzelle fungierend weiter secerniert, den Wimperapparat zurückbildet und nach einer mehr oder weniger langen Tätigkeit schließlich degeneriert.

Nach meinen Beobachtungen möchte ich mich für das letztere entscheiden. Ich konnte nämlich auf der Typhlosolis, dem hier im allgemeinen spärlichen Auftreten von Secretionserscheinungen entsprechend, allerdings nicht allzu häufig Zellen beobachten, die ihren Wimperapparat vollkommen verloren hatten und sich in lebhaftester Secretion befanden. Anderseits finde ich auf der Typhlosolis degenerierende Zellen in demselben Umfang wie die sezernierenden Zellen, natürlich in verschiedenen Zuständen des Epithels. Diese lassen in ihrer Verteilung und ihrer Form sowie in ihrer Struktur keinen Zweifel daran aufkommen, daß wir es hier mit degenerierenden Secretzellen zu tun haben.

Auf die speziellen Vorgänge bei der Degeneration habe ich weiter unten ausführlicher zurückzukommen. Nur soviel sei hier erwähnt, daß ich an den degenerierenden Secretzellen niemals auch nur eine Spur des einstigen Wimperapparates entdecken konnte. Deswegen nehme ich an, daß der Wimperapparat während der Secretion allmählich zugrunde geht und sich nicht wieder restauriert. Bei genauerem Absuchen des Epithels fand ich dann auch Bilder, die das allmähliche Degenerieren des Wimperapparates zeigten. Ein solches Übergangsstadium bei starker Vergrößerung zeigt Fig. 47, in der ich die Verhältnisse kaum schematisiert und möglichst genau wiedergegeben habe. Ich nehme an, daß der große, der Zelle aufliegende Secretpfropf durch Vereinigung mehrerer, zwischen Wimperapparat und Zellmembran ausgestoßener Tropfen entstanden ist. Der obere Teil der Zelle ist von deutlichen Bläschen erfüllt, und das Bemerkenswerte ist, daß sie sich in längsgestellten Reihen angeordnet haben, entsprechend dem Verlaufe der Faserwurzeln, die stellenweise noch deutlich, aber ohne scharfe Konturen vorhanden sind. Sehr deutlich ließ das Bild fernerhin noch die Basalkörperchen hervortreten. Von Wimpern war indessen keine Spur zu entdecken. Der Secretpfropf selbst zeigte deutlich wabige Struktur, ähnlich wie bei dem oben erwähnten Bilde aus dem Oesophagus (Fig. 44).



Fig. 47.
Enddarm: Typhlosolis. Wimperapparat in Rückbildung. Wabige Struktur des großen die Zelle überdeckenden Tropfens. Schlußleiste.

Zuletzt weise ich noch auf die wiederum sehr deutlichen Schlußleisten hin, denen gegenüber der Rest des Wimperapparates von dem Secret etwas aus der Zelle herausgehoben erscheint. Ich erwähne noch,

daß ich derartige Verhältnisse mehrfach, wenn auch im ganzen ziemlich selten beobachten konnte, was mit Rücksicht auf das nicht häufige Vorkommen von secernierenden Elementen auf der Typhlosolis und mit Rücksicht darauf, daß es sich hier um Übergangsstadien handelt, nicht weiter befremden darf. Zusammenfassend möchte ich also die Secretionserscheinungen auf der Typhlosolis so ansehen: Infolge der Resistenz des Wimperapparates und der Convergenz der Faserwurzeln müssen die Secrettropfen in dem Raum zwischen Wimperapparat und Schlußleiste aus der Zelle austreten, vereinigen sich aber bei gesteigerter Secretion zu einem großen Tropfen, der dann abgeschnürt wird und platzt. So kann möglicherweise die Zelle noch eine Zeitlang ihren Wimperapparat behalten, doch glaube ich nach meinen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß auch er allmählich zugrunde geht. Die Zelle funktioniert dann als Secretzelle, bis sie in der unten näher zu beschreibenden Weise degeneriert und ihre Substanz von den Nachbarzellen resorbiert wird.

β. Concave Seite.

Weit häufiger, wie schon erwähnt, und besser zu verfolgen sind die Secretionserscheinungen auf der concaven Seite. Das massenhafte Auftreten secernierender Zellen ruft hier sehr häufig eine Zottenbildung auf der ganzen concaven Seite hervor, wodurch ein schon bei schwächeren Vergrößerungen auffallendes Bild entsteht. Zwei solcher Zotten habe ich bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 48 wiedergegeben. Im unteren Teil nicht wesentlich von den benachbarten Wimperzellen unterschieden, zeichnen sie sich nach oben hin allmählich durch ihre hellere Färbung aus, falls das Secret noch nicht aus der Zelle ausgetreten ist, sonst durch einen aufsitzenden Secretpfropf.

Es können, wie das auch aus Fig. 48 hervorgeht, mehrere nebeneinander liegende Wimperzellen zu secernierenden Elementen werden, indessen ist zu betonen, daß ich stets noch intakte Wimperzellen in wenigstens gleicher Anzahl unter die Secretzellen eingestreut fand (Fig. 48). Da infolge der Secretmassen die Konservierung der Wimpern nicht immer gelingt und die Feststellung der Faserwurzeln hier größere Schwierigkeiten macht, als auf der Typhlosolis, so kann bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck entstehen, als ob die ganze concave Seite in Secretion begriffen sei. Ich hatte früher erwähnt, daß in den sezernierenden Zellen die Kerne mehr basalwärts lägen. Hier tritt indessen eine Abweichung von dieser Regel ein, indem hier infolge der Zottenbildung eine Verschiebung der Kerne nach dem distalen

Ende zu eintritt. Der seitliche Druck äußert sich ferner in der Gestalt der Zellkerne, die eine länglichere Form annehmen (vgl. Fig. 48 die Kerne in den Zotten und in den Krypten).

Untersuchen wir das Epithel auf der concaven Seite genauer, so können wir leicht alle Stadien des Übergangs von Flimmerzellen zu secernierenden Zellen feststellen. Das erste Anzeichen beginnender Secretion besteht darin, daß die betreffende Zelle besonders im oberen Teile eine hellere Färbung annimmt als die Nachbarzellen. Dann scheinen zuerst die Faserwurzeln, die, wie erwähnt, auf der concaven Seite bedeutend schwächer entwickelt sind als auf der Typhlosolis, zu verschwinden. Im einzelnen konnte ich ihre Rückbildung nicht verfolgen, sie beginnt indessen schon auf einem ziemlich frühen Stadium und mit dem Hellerwerden der Zelle verschwinden sie ganz. Wann die Wimpern verloren gehen, konnte ich mit Bestimmtheit nicht feststellen, jedenfalls aber sehr früh, da sie an den meisten Übergangsstadien nicht mehr zu beobachten waren. Zudem ist gerade bei einem secernierenden Epithel sehr schwer zu entscheiden, inwieweit Einwirkungen der Konservierungsflüssigkeit mit im Spiele sind. In Analogie jedoch mit meinen früheren Beobachtungen gelegentlich der Mitose von Flimmerzellen, wo ich eine Abstoßung der Wimpern feststellen konnte, welche Beobachtung nachträglich durch weitere ganz ähnliche Bilder, wie ich sie dort gegeben habe, bestätigt wurde, möchte ich auch hier vermuten, daß die Wimpern abgestoßen werden, aus dem Grunde, weil, wie mir scheint, ine beginnende Secretion und eine Resorption nicht gerade leicht zu vereinbaren sind.

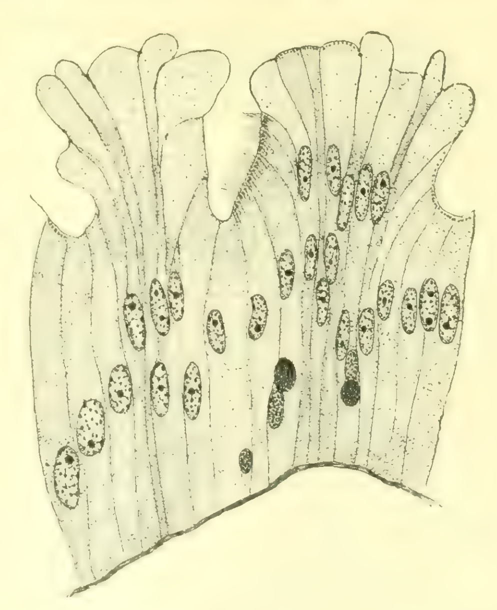


Fig. 48.
Enddarm: concave Seite. Zottenbildung durch reichliche Secretion. Secernierende Zellen mit intakten Wimperzellen abwechselnd.

Länger als Wimpern und Faserwurzeln lassen sich die Basalkörnchen

in den Übergangsstadien verfolgen. Im weiteren Verlauf färbt sich die Zelle nun im oberen Abschnitt immer heller und bald haben wir das Bild einer typischen Becherzelle vor uns. In Fig. 49 sind zwei solcher Zellen mit ihren Nachbarzellen abgebildet und zwar nur der oberste Teil der Zellen. Die linke der beiden Zellen zeigt auf diesem Stadium noch gut sichtbar die Basalkörperreihe mit der darüber liegenden Cuticula, die bereits ihre scharfe Begrenzung verloren hat und von den Zwischenstücken nichts mehr erkennen läßt.

Für die concave Seite allgemein gültig ist, daß hier die Schlußleisten in ihrer Entwicklung hinter denen der Typhlosolis bedeutend zurückstehen und deshalb in der Regel nur mit Mühe zu erkennen sind.

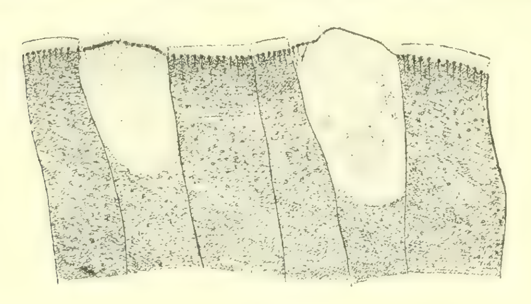


Fig. 49.
Enddarm: concave Seite. Übergang von Wimperzellen zur Secretion. Ausbildung von Becherzellen. Basalkörper noch teilweise erhalten.

Kehren wir zurück zu Fig. 49, so zeigt die rechts gelegene Zelle ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium. Die Stelle der Basalkörperreihe nimmt zum großen Teil ein Abschlußhäutchen ein, wie ich es auch bei der Degeneration des Wimperapparates bei den mitotischen Vorgängen beobachten konnte. In der linken Ecke der Zelle jedoch ist noch ein Rest des ehemaligen Wimperapparates erhalten und sind noch einige Basalkörperchen vorhanden. Die Cuticula lagert nur noch in dürftigen Resten darüber. Zugleich ist die den Becher ausfüllende Secretmasse heller geworden. An den Nachbarzellen sind die Wimpern deshalb nicht eingezeichnet, weil sich nicht mit Sicherheit entscheiden ließ, ob es sich um natürliche oder künstliche Abstoßung der Wimpern handelte. Allerdings konnte ich in der Cuticula keine Zwischenstücke mehr feststellen und die Faserwurzeln waren nur sehr schwach zu erkennen.

Drei ziemlich aufeinanderfolgende Stadien der Umwandlung von Flimmerzellen in secernierende Zellen zeigt auch Fig. 50, der obere Abschnitt dreier nebeneinander liegender Zellen von der concaven Seite aus der Herzgegend. In der rechten Zelle sieht man noch Faserwurzeln, Basalkörperchen und Zwischenstücke erhalten, in der mittleren, im oberen Teile schon etwas heller gewordenen Zelle sind die

Faserwurzeln nur noch kaum erkennbar angedeutet und die Cuticula läßt keine Zwischenstücke mehr erkennen. Die linke Zelle schließlich ist dadurch bemerkenswert, daß sie im Secretpfropf das Begrenzungshäutchen vor sich herschiebend, dieses zum Platzen gebracht hat, und so das Secret frei geworden ist. Hier nimmt, das konnte ich wiederholt beobachten, der Tropfen nicht die ganze Breite der Zelle ein, sondern in der rechten Hälfte der Zelle lassen sich, wenn auch etwas verschwommen, noch eine Reihe von Basalkörperchen feststellen über denen noch ein Rest der ehemaligen Cuticula lagert. Die in den Zellen befindlichen

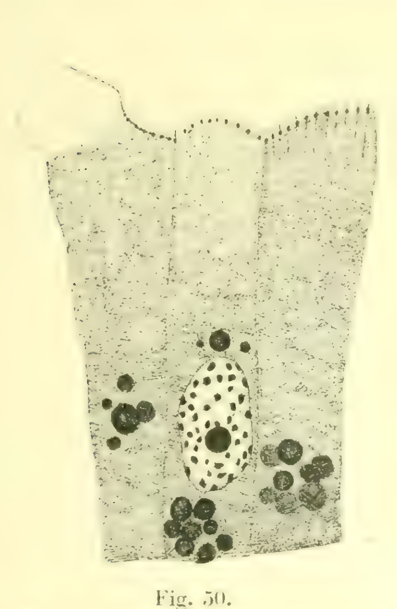


Fig. 50.

Wie Fig. 49. Abstoßung eines Secretpfropfens. Die Nachbarzellen zeigen Übergangsstadien zur Secretion.



Fig. 51.

Enddarm: concave Seite. Ausstoßung von Secrettropfen. Reste aufgenommenen Fettes. Nahrungsballen.

mit Osmiumsäure geschwärzten Nahrungströpfchen sind schon früher erwähnt.

Liegen mehrere secernierende Zellen nebeneinander, so kommen Bilder zustande, wie deren eines in Fig. 51 wiedergegeben ist. Die Zellen haben teils die Secrettropfen schon völlig entleert, d. h. das sie anfänglich umgebende Häutchen ist geplatzt und es ist nur noch der Eindruck in dem Protoplasma wahrnehmbar (Fig. 51 links), teils sitzen die Tropfen den Epithelzellen unmittelbar auf. Die Fremdbestandteile der Zelle habe ich schon früher erwähnt.

Wie lange die Zellen so als secernierende Zellen funktionieren können, ist natürlich kaum möglich zu entscheiden. Jedenfalls halte ich eine Wiederherstellung des Wimperapparates nach meinen Beobachtungen für sehr unwahrscheinlich, um nicht zu sagen, ausgeschlossen, sondern nehme an, daß diese Zellen nach kürzerer oder längerer Zeit degenerieren. Die hierbei auftretende Schwierigkeit will ich indessen nicht verhehlen. Wir sahen (Fig. 48, 51), daß ganze Komplexe ununterbrochen nebeneinander liegender Zellen secernieren können. Diese müßten dann alle wohl einmal degenerieren. Wie wird dafür Ersatz geschaffen? Darauf ist zu erwidern: Erstens bleibt trotz der Anhäufung von secernierenden Elementen ein sehr großer Teil Wimperzellen. Zweitens brauchen die secernierenden Elemente nicht alle gleichzeitig zu degenerieren und die Wimperzellen können wachsen auf Kosten der Substanz der degenerierenden Zellen. Drittens hat sowohl Ehrhard (auf der Typhlosolis des Kristallstieldarmes) als auch ich im Oesophagus Mitosen in reicher Menge gefunden. Schließlich erwähne ich, daß ich nachträglich auch dort Mitosen, wenn auch nur vereinzelt, gefunden habe, wo ein Ersatz der Epithelzellen am angebrachtesten erscheint, nämlich in dem Übergang der concaven Seite zur Typhlosolis, wo nach meinen Beobachtungen secernierende Zellen am meisten vorkommen. Anderseits erwähne ich schon hier, daß die degenerierenden Zellen mitunter einen ganz erheblichen Bruchteil des Epithels ausmachen.

Es bestehen also zwischen den secernierenden Zellen des Oesophagus, der Typhlosolis und der concaven Seite gewisse Unterschiede, die mir durch die histologische Beschaffenheit des Epithels bedingt erscheinen. Im Oesophagus konnte ich die Ausbildung becherförmiger Secretzellen, wie ich sie von der concaven Seite des Enddarmes beschrieben habe, nicht beobachten, sondern dort bleibt die Zelle bis zum Grunde ziemlich gleichmäßig hell gefärbt. Anderseits haben wir gesehen, daß auf der Typhlosolis infolge der Widerstandsfähigkeit des hier mit konvergenten Faserwurzeln ausgestatteten Wimperapparates Modifikationen eintreten. Ferner scheinen mir auch die Druckverhältnisse auf die Form der Secretion von wesentlicher Bedeutung zu sein. Vergleichen wir den Durchmesser der Zellen in der Basalkörperhöhe aus dem Oesophagus und aus dem Dünndarm mit dem auf der concaven Seite des Enddarms, wo der Seitendruck infolge der Falten des Epithels weit geringer ist, so sehen wir, daß die betreffenden Elemente im Oesophagus und im Dünndarm (Fig. 42—45) mit enger Öffnung ins Darmlumen münden, die der concaven Seite des Enddarms hingegen (Fig. 48 bis 51) mit verbreitertem Durchmesser.

Zum Schluß bemerke ich: Da, wie schon anfangs erwähnt, die secernierenden Elemente sowohl bei Hämatoxylin- wie bei Safraninfärbung stets auf allen Stadien farblos bleiben, so scheint mir der Ausdruck »Schleimzellen«, den ich bei BIEDERMANN und SCHNEIDER finde, nicht angebracht zu sein, da eben die Mucinreaktion negativ ausfällt. Nur im Oesophagus beobachtete ich an dessen Mündung bisweilen eine schwache Färbbarkeit der secernierenden Elemente in continuierlichem Übergang zu den stark tingierten Schleimdrüsen des Fußes, wie sie sich reichlich in den Crypten zwischen Fuß und vorgestülptem Oesophagus finden.

e. Die Degeneration von Epithelzellen.

Mit den Vorgängen der Secretion sind aufs engste verbunden die Erscheinungen der Degeneration. In einer mehr nebensächlichen Bemerkung sagt EHRHARD darüber (S. 319): »Geht die Zelle zugrunde, so geschieht dies unter den typischen Erscheinungen des 'körnigen Zerfalls'; desgleichen erfolgen die Kerndegenerationen genau in der Art, wie sie BRASIL aus dem Polychaetendarm geschildert hat.« Was EHRHARD unter dem körnigen Zerfall des Protoplasmas verstanden hat, ist mir trotz Bemühen nicht verständlich geworden, und ich habe in meinen Präparaten nichts gefunden, was ich etwa als körnigen Zerfall des Protoplasmas hätte auffassen können. Was weiter die Kerndegenerationen anbetrifft, so gibt BRASIL für den Polychaetendarm nicht nur eine Art an, sondern mehrere. Durch Vergleich meiner Bilder mit dem betreffenden Abschnitt bei BRASIL (S. 168—172) suchte ich die Kerndegenerationen unter eine der von BRASIL beschriebenen Arten zu bringen, jedoch ohne Erfolg. BRASIL gibt hauptsächlich folgende Arten an: 1. Degeneration durch Chromatinausstoßung (émission de volumineuses hyalosphères avec enclave chromatique). 2. Caryorhexis. 3. Fragmentation des Kernes (fragmenter et diminuer). 4. Pycnose und Auflösung. 5. Grosses boules hyalines avec enclaves chromatiques toujours associées à un noyau.

An meinen Präparaten konnte ich mit Sicherheit im Anschluß an die Secretionserscheinungen nur einen Degenerationsmodus verfolgen, der allerdings auch aus andern Tiergruppen bekannt ist. Damit soll indessen nicht in Abrede gestellt werden, daß nicht auch andre Arten vorkommen können. Dieser von mir beobachtete Modus verläuft folgendermaßen:

Die ehemals als secernierende Elemente funktionierenden Epithelzellen, die sich durch ihr helleres Aussehen vor den übrigen Zellen aus-

zeichnen, nehmen unter Aufhören der Secretion nach und nach dunklere Färbung an und fallen infolgedessen ebenfalls wieder vor den übrigen Epithelzellen auf, unter denen sie einen nicht unerheblichen Bruchteil ausmachen können. Aus seiner mehr basalen Lage rückt der Kern dem distalen Ende zu. Das anfänglich noch scharf ausgeprägte Chromatinnetz des Kernes nimmt dann, ohne daß ich Umlagerungen zwischen Chromatin und Nucleolarsubstanz beobachten konnte, undeutlichere Konturen an. Ausnahmslos konnte ich dann beobachten, wie Kern und Protoplasma der degenerierenden Zelle stark vacuolisieren. Dabei nimmt der Kern gewaltig an Umfang zu, sein Durchmesser gegenüber dem Kern der aktiven Zelle nahezu auf das Doppelte. Ein solches Bild, wie ich sie sehr zahlreich auf der concaven Seite des Enddarms beobachten konnte, weit weniger häufig auf der Thyphlosolis (entsprechend dem Vorkommen von secernierenden Zellen) zeigt Fig. 52. In dem oberen Teil der beiden degenerierenden Zellen sind ohne schärfere Umrisse innerhalb des namentlich im oberen Teil stark vacuolisierten Protoplasmas die ebenfalls vacuolisierten Kerne an dunklerer Färbung zu erkennen. Der Kern der rechten Zelle zeigte außerdem noch deutlich die Umrisse des ebenfalls stark vacuolisierten Nucleolus. Auch das konnte ich mehrfach beobachten. Die Nucleolen bleiben also, und wie mir scheint, ohne merkliche Größenveränderung noch ziemlich lange erhalten.



Fig. 52.
Enddarm, concave Seite. Zellen in Degeneration. Kerne und Protoplasma vacuolisiert. Kerne der Nachbarzellen mit vergrößertem Nucleolus. *ly*. Lymphzelle ohne Nahrungsballen.

Ein Vergleich mit den Kernen der Nachbarzellen zeigt das bedeutende Anschwellen der vacuolisierten Kerne in den degenerierenden Zellen. Besonders auffällig war mir beim Studium dieser Degenerations-

erscheinungen die immer zu machende Beobachtung, daß die in unmittelbarer Nachbarschaft der degenerierenden Zelle liegenden Kerne eine auffallende Hypertrophie des Nucleolus zeigten, und zwar stets nur in diesen unmittelbar benachbarten Zellen. Infolge zahlreich aufgelagerter Chromatinbröckchen zeigten diese vergrößerten Nucleolen eine maulbeerförmige Gestalt (s. Fig. 52 die in unmittelbarer Nachbarschaft gelegenen Kerne). Anfangs hielt ich diese Kerne ebenfalls für Degenerationserscheinungen, kam aber bald davon wieder zurück, da dieses Anwachsen sich nur bis zu einer gewissen Grenze verfolgen ließ und dann keine Veränderungen mehr am Kern wahrgenommen wurden, vielmehr schien dann eine allmähliche Abnahme des Nucleolus bis wieder zur normalen Größe stattzufinden. Während in den degenerierenden Zellen die Konturen des sich auflösenden Kernes immer mehr im Protoplasma verschwinden und der Umfang der degenerierenden Zelle bis zum gänzlichen Verschwinden abnimmt, behielten die Kerne der Nachbarzellen mit dem vergrößerten Nucleolus stets ihr frisches Aussehen. Aus dem Umstande, daß von dieser Hypertrophie des Nucleolus stets nur die Kerne befallen waren, die in unmittelbarer Nachbarschaft der degenerierenden Zellen lagen, vermute ich, daß diese Erscheinung irgendwie durch die Resorption der Bestandteile der degenerierenden Zelle bedingt ist.

3. Der Kristallstiel.

a. Form und Struktur.

Ohne über die funktionelle Bedeutung des Kristallstieles eigne Untersuchungen hinzuzutragen, was mehr in das Gebiet der Physiologie und physiologischen Chemie gehört, beschränke ich mich im folgenden auf die rein morphologischen Befunde, die ich an meinem Material (*Anodonta cellensis* und *Unio pictorum*) machen konnte. Dabei nehme ich im wesentlichen Stellung zu der, wie mir scheint, bedeutungvollsten Arbeit über den Kristallstiel der Lamellibranchiaten von S. B. MITRA: »The crystalline style of Lamellibranchias«, die auch in der gut orientierenden Zusammenfassung von W. BIEDERMANN entsprechend berücksichtigt wird. Nach MITRA sind in neuester Zeit zwei kurze Mitteilungen erschienen, die sich im wesentlichen mit der Reaktion des Kristallstieles auf FEHLINGsche Lösung beschäftigen und die uns wegen ihres rein chemisch physiologischen Charakters hier weniger zu beschäftigen haben (MAILLARD & VLÈS, 1907 und VAN RYNBERK, 1908). Ein ziemlich vollständiges Verzeichnis der über den Kristallstiel erschienenen Literatur gibt VAN RYNBERK an.

Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich im folgenden MITRAS

Untersuchungen mit den meinigen zusammen besprechen, zumal ich im wesentlichen seine Beobachtungen bestätigen konnte.

Der Kristallstiel von *Anodonta* ist im frischen Zustande ein glashelles, fadenförmiges, außerordentlich geschmeidiges Gebilde, das höchstens in einem dünnen centralen Strang eine milchige Trübung aufweist. (Dasselbe gilt für *Unio*, bei *Magaritana* hingegen zeigt der Kristallstiel in der Regel milchig weiße Färbung). In einem Bruchteil seiner Länge (etwa ein Viertel) ragt er mit seinem dickeren Ende frei in den Magen hinein, mit seinem dünneren Ende liegt er in einer besonderen Falte des Kristallstieldarmes eingeschlossen, die ich als Kristallstielfalte bezeichnet habe. Von diesem Darmabschnitt gibt Mitra (Fig. 7) eine allerdings sehr schematische Abbildung. Genauer habe ich dieses schon oft erwähnte typische Querschnittsbild mit dem Querschnitte eines einliegenden Kristallstieles in Fig. 9 dargestellt. Ich wiederhole hier: Durch eine kleinere und größere Typhlosolis (die dorsal und ventral ridge Mitras) wird der Darm in zwei Falten gegliedert, eine Kristallstielfalte und eine weitere, die von Mitra aus später näher zu erklärenden Gründen mit Nahrungsrinne bezeichnet wird. Die Gliederung dieses Darmabschnittes in die beiden Falten ist also noch viel schärfer und ausgeprägter, als Mitras Schema das erkennen läßt. Was die Größenverhältnisse des Kristallstieles und seine äußere Form anlangt, so erscheinen mir die Stiele Mitras im Verhältnis zur Breite etwas verkürzt, was indessen durch die Auflösung eines Teiles am hinteren Ende in destilliertem Wasser bedingt sein mag. W. Biedermann gibt an (S. 1032), daß der Kristallstiel von *Anodonta* bei großen Exemplaren oft die Länge von 7—8 cm erreiche. Ferner sagt Mitra darüber (S. 591): "It (the crystalline style) is fully three fourths as long as is the animal itself (*Anodon*)". Nach meinen Messungen am frischen Kristallstiel ergab sich bei einer Schalenlänge des Tieres von 130—140 mm eine Kristallstiellänge von 60—75 mm. Das würde mit der Angabe Biedermanns in Einklang stehen, nicht aber mit derjenigen Mitras, die mir etwas reichlich erscheint. Es ist indessen möglich, daß die Abweichungen durch die Species und die Jahreszeit bedingt sind. (Über das letztere weiter unten.)

Wie mir ganz natürlich erscheint, ist die maximale Länge des Kristallstieles in eine Grenze eingeschlossen durch die Länge des Kristallstieldarmes, der, wie ich zeigen konnte, sich bis zu dem ersten schwachen Knick des Darmkanals erstreckt (Fig. 1). Einen nach dem Leben gezeichneten Kristallstiel stellt Fig. 53 dar in etwa zweifacher linearer Vergrößerung, einen andern Fig. 54 in konserviertem Zustande, der an

seinem hinteren Ende lang und dünn ausgezogen war, wie ich es wiederholt beobachten konnte. In Übereinstimmung mit MITRA beobachtete ich ferner stets sowohl bei *Anodonta*, wie bei *Unio* und *Margaritana*

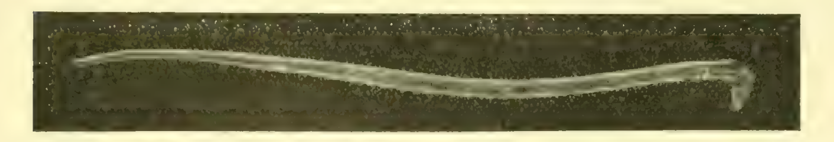


Fig. 53.
Kristallstiel nach dem Leben. Doppelt vergrößert. Durchscheinende, gallertige Struktur.

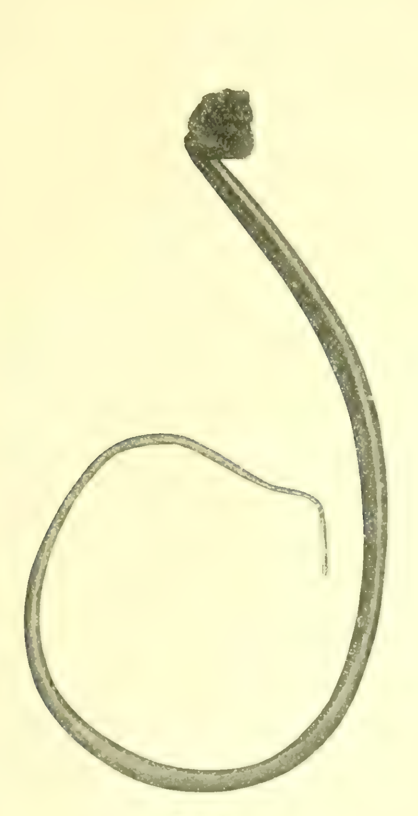


Fig. 54.
Kristallstiel nach einem konservierten Exemplar mit Nahrungspfropf und langem dünnen Ende.



Fig. 55.
Kristallstiel, vorderes Ende, durch Nahrung in Auflösung begriffen. Sehr stark vergrößert. Verschwinden der konzentrischen Schichtung innerhalb des Nahrungspfropfens.

am vorderen Ende eine innige Verschmelzung des Kristallstieles mit Nahrungspartikelchen und ein allmähliches Verschwinden der Kon-

turen des Kristallstieles innerhalb dieses Nahrungspfropfes. In Fig. 55 habe ich den Eindruck eines solchen mit Nahrungspartikelchen innig vermengten Vorderendes eines Kristallstieles, das, wie erwähnt, frei in den Magen hineinragt, wiederzugeben versucht. In diesem Nahrungspfropf sehen wir die Konturen des Kristallstieles undeutlicher werden und schließlich nach vorn hin ganz verschwinden. Denselben Nahrungspfropf läßt auch Fig. 54 erkennen und schwach angedeutet Fig. 53 (vgl. auch Mitra, Fig. 4 und 5).



Fig. 56.
Optischer Längsschnitt durch ein Stück des Kristallstieles. Regelmäßige konzentrische Schichtung.

Gehen wir dazu über, die feineren Verhältnisse im Bau des Kristallstieles zu betrachten, so erkennt man unter dem Mikroskop am frischen und konservierten Objekt eine sehr regelmäßige konzentrische Schichtung, die ich stets noch weit regelmäßiger gefunden habe, als es Mitra in seinen Figuren erkennen läßt, und stets beobachtete ich streng konzentrische Schichtung (Fig. 9). Fig. 56 zeigt einen kaum schematisierten optischen Längsschnitt durch ein Stückchen des Kristallstieles. Eine Abweichung von der konzentrischen Schichtung habe ich niemals beobachtet im Gegensatz zu Mitra, der darüber sagt (S. 595): "The striation is due to the fact, that the style is composed of concentric or rather co-axial (placed round a common axis) layers of a colloid substance of greater and lesser density."

Weiterhin sagt Mitra über eine Erscheinung bei frisch gebildeten Kristallstielen (S. 595): "Very often, one notices in the style of *Anodon* a central much softer core, which is much less perfectly striated and which has embedded in it particles of food material." Diese Beobachtung Mitras kann ich vollauf bestätigen. Nicht immer ist der ganze Kristallstiel von der konzentrischen Schichtung vollauf erfüllt, sondern zeigt im frisch gebildeten Zustande im Innern eine körnige Masse von zähflüssiger Konsistenz, die erst allmählich erstarrt. In Fig. 57 habe ich einen Querschnitt durch einen solchen Kristallstiel gegeben (vgl. auch Mitra, Fig. 5). Wir finden hier außen die konzentrische Schichtung, innen die zähe, körnige Flüssigkeit. Bemerkenswert ist hier,

daß indessen auch schon im inneren Teil die konzentrische Schichtung angedeutet ist, durch die Anordnung der feinen Tröpfchen in konzentrischen Kreisen. Das meint wohl auch MITRA, wenn er von "much less perfectly striated" spricht. Mit MITRA stimme ich ferner darin überein, daß ich an älteren Stielen diese Struktur in keinem Falle mehr vorfand, sondern nunmehr eine den ganzen Stiel einnehmende konzentrische Schichtung. Ebenso verhält es sich mit den häufig im centralen Strang eingeschlossenen Nahrungspartikelchen. Auch sie finden sich nur bei frischen Stielen, bei älteren verschwinden sie.

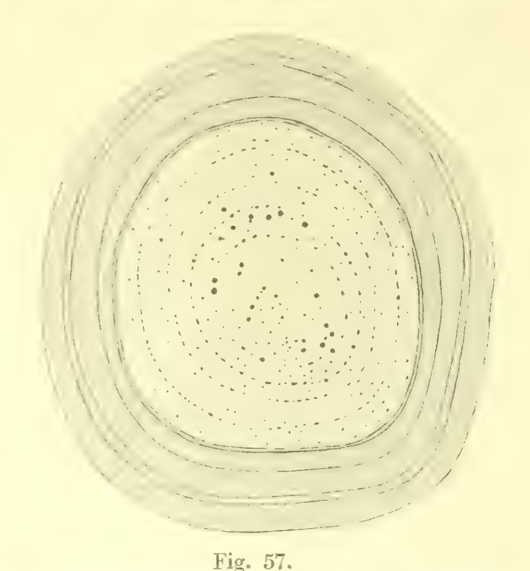


Fig. 57.
Kristallstiel, frisch gebildet, im Querschnitt. Innere zähflüssige Zone mit Andeutungen der konzentr. Schichtung.

Bisweilen sah MITRA das Innere des Kristallstieles von gelben Zellen erfüllt, die er als Leberelemente ansieht. Er sagt darüber (vgl. Fig. 10, S. 601): "Yellow pigment cells from the liver are occasionally seen to form the axial zone of freshly formed styles." Mitunter glaubte ich auch solche Pigmentzellen zu beobachten, war aber stets im Zweifel darüber, ob es sich wirklich um Leberelemente handelte oder um zufällig mehr gelb gefärbte Nahrungspartikelchen. Nach meinen Untersuchungen über die Leber scheint mir ein strenger Beweis, daß es sich um Leberelemente gehandelt hat, allein auf Grund der helleren Färbung für ausgeschlossen.

Ehe ich nun dazu übergehe, einen Überblick über die neueren Ansichten über die Funktion des Kristallstieles zu geben, möchte ich dem Gesagten einige weitere Befunde hinzufügen. Ich ging dabei von der Erwägung aus, daß vielleicht an den Zellen der Kristallstielfalte und der Nahrungsrinne sich weitere Aufschlüsse finden ließen. Die Zellen der Kristallstielfalte habe ich hinsichtlich ihres Baues schon weiter oben einmal besprochen. Ich erwähnte bereits, daß sich im oberen Teil der Zelle zwischen Kern und Faserwurzelapparat gelbbraune Körnchen finden, allerdings in spärlicher Anzahl. Nie habe ich da-

gegen in diesen Zellen die oben ausführlich besprochenen Nahrungsballen gefunden und niemals habe ich daher auch in diesen Zellen einen Amöbocyten entdeckt. Die Nahrungsrinne hingegen zeigt die Nahrungsballen in dem Protoplasma der Amöbocyten, wenn auch nicht sehr reichlich, und ebenso, nur bei weitem häufiger, die beiden Typhlosolen. Die Zellen der Kristallstielfalte sind also, von den Körnchen in der oberen Zone abgesehen, die ich allerdings fast immer gefunden und die mir in der Färbung deutlich heller erschienen als die entsprechenden körnchenartigen Einschlüsse in den Zellen der beiden Typhlosolen, frei von jeglichen Fremdbestandteilen. Besonders auffallend war mir indessen die schmutzig dunklere Färbung im unteren Teile der Zelle, während im allgemeinen die Darmepithelzellen nach unten hin etwas heller werden. Noch einen, wie mir scheint, bei der Bedeutung des Kristallstieles zu beobachtenden Umstand möchte ich hier mitteilen; nämlich, daß ich eine Reaktion auf Fett mit Osmiumsäure bis auf wenige Ausnahmen, die sich auf den hintersten Abschnitt des Kristallstieldarmes beschränken, nicht beobachtet habe. An diese Befunde möchte ich zunächst keine weitere Deutung anschließen.

b. Seine Funktion.

Zur Funktion des Kristallstieles übergehend, bemerke ich im Anschluß an die Biedermannsche Zusammenfassung, die sich zum großen Teil auf die Arbeit von Mitra stützt und im Anschluß an die Mitrasche Arbeit selbst, folgendes: Zunächst ein Überblick über die Mitraschen Ergebnisse, soweit ich sie nicht schon zu erwähnen Gelegenheit hatte. Nach Mitra sind es hauptsächlich vier Ansichten, die über die Bedeutung des Kristallstieles aufgestellt worden sind:

1) die Gegenbaurs, der ihn für ein Secretionsprodukt des Darmepithels hielt;

2) die Anschauung Balfours, der ihn als rudimentären Radulasack der Glossophoren auffaßt;

3) die Ansicht Claus', der ihn als ein Excretionsprodukt des Endothels ansieht;

4) Sedgwicks Anschauung als eines Nahrungsreservoirs.

Mitra fand nun einen auffallenden Zusammenhang des Kristallstieles mit den Ernährungsvorgängen. Unter Aufwendung reichen Materials beobachtete er folgendes: Muscheln, die unter längerem Transport gelitten, also keine Nahrung hatten aufnehmen können, zeigten in keinem Falle einen Kristallstiel. Brachte er diese Tiere in günstige Ernährungsbedingungen, so konnte er schon nach 2—3 Stunden (!) in

jeder der untersuchten Muscheln (er verwandte immer je 50 dazu) einen wohl ausgebildeten Kristallstiel feststellen. Dadurch kommt er zu dem Schluß (S. 591): "These observations show conclusively, that a functional relationship exists between digestion and the cristalline style, — that the style either aids digestion or else is a waste-product of digestion."

Auf Grund der vorhin schon geschilderten Strukturverhältnisse des Kristallstieles, wobei vor allem die Auflösung des Kristallstieles an seinem vorderen Ende durch Nahrungspartikelchen in Betracht kommt und auf Grund chemischer Reaktionen (convertion of starch into reducible sugar) kommt dann Mitra zu dem Ergebnis (S. 601): "The conclusion that is to be drawn from the foregoing observations and experiments is, that the cristalline style is an active amylolytic ferment; that it is secreted as a viscous liquid, most probably by the liver; that it is stored up as a flexible solid in the coecum, or in a compartment of the alimentary canal itself; that the end of it that projects into the stomach is slowly and gradually dissolved there and is mixed there with particles of food material, the starchy portion of which is transformed by it into reducible sugar."

Diejenige Anschauung, die neben der Mitras heute wohl noch die meiste Berechtigung hat, ist die eines Nahrungsreservoirs, die Leuckart, Sedgwick, Hazay, Barrois u. a. vertreten haben. Nach einer Besprechung der chemischen Eigenschaften des Kristallstieles, wonach er in der Hauptsache aus Eiweißsubstanzen besteht, sagt Biedermann darüber (S. 1033): »Die Deutung, welche zuerst Hazay dem fraglichen Gebilde gegeben hat, erscheint nicht gerade unwahrscheinlich. Aus dem Umstande, daß bei den Süßwassermuscheln (Najaden) der Kristallstiel sowie die mit ihm zusammenhängende gallertige Füllmasse des Magens im Frühjahre ganz fehlt oder doch nur rudimentär entwickelt erscheint und im Herbst (Oktober—November) seine größte Ausbildung erreicht, sowie mit Rücksicht auf seine chemische Beschaffenheit schließt Hazay, daß es sich im wesentlichen um gespeichertes Reservematerial, einen Vorrat für den Winter, handelt.«

Nun hat aber auch schon Barrois im Widerspruch mit Hazay darauf hingewiesen, daß von einem Fehlen des Kristallstieles in den Frühlingsmonaten keine Rede sein kann. Dies konnte ich vollkommen bestätigen. Ich untersuchte im Anfang März, nach dem Auftauen des Eises in der zweiten Hälfte des Februars gefangene Tiere, die unter nicht gerade guten Ernährungsverhältnissen gehalten wurden. Zehn untersuchte Tiere zeigten ausnahmslos den Kristallstiel, der wenigstens die Hälfte des Kristallstieldarmes einnahm. Um Mitte März unter-

suchte ich weiterhin frisch aus der Lahn gefangene Unioniden, teils *Unio*, teils *Anodonta*. Von sieben Tieren zeigten sechs einen Kristallstiel. Es war das um so auffallender, als die Tiere durch Hochwasser stark gelitten hatten. Außerdem untersuchte ich ebenfalls im März eine Anzahl *Margaritana*, mit dem Resultat, daß jede einen wohlausgebildeten Kristallstiel zeigte. Bei den von mir innerhalb eines ganzen Jahres untersuchten Tieren habe ich eine direkte Abhängigkeit des Kristallstieles von der Jahreszeit in solcher Ausprägung, daß man darüber eine Regel aufstellen könnte, nicht gefunden. Vollständig vermißt habe ich den Kristallstiel in keiner Periode.

In direktem Widerspruch mit der Angabe HAZAYS steht auch eine Bemerkung BIEDERMANNS, die dieser einige Seiten vorher macht (S. 1027): »Die Nahrungsaufnahme scheint sich hauptsächlich auf die Herbst- und Wintermonate zu begrenzen. Während um diese Zeit Magen und Darm meist wohlgefüllt gefunden werden, ergaben die im März untersuchten Tiere regelmäßig einen leeren Verdauungskanal; vom April bis Juni scheint dann wieder eine reichlichere Nahrungsaufnahme zu erfolgen, um zur Fortpflanzungszeit ganz aufzuhören.«

Daß in den Monaten April bis Juni *Anodonta* reichlich Nahrung aufnimmt, ließ sich, allerdings nur an frisch gefangenen und entweder einige Stunden später oder an Ort und Stelle untersuchten Tieren vollkommen bestätigen. Indessen war der von BIEDERMANN angegebene Unterschied in der Nahrungsaufnahme dem Monat März gegenüber nicht festzustellen. Vielmehr ergaben auch die im März untersuchten Tiere einen mit Nahrung gefüllten Darmkanal. Was ferner das gänzliche Aufhören der Nahrungsaufnahme zur Fortpflanzungszeit angeht, so zeigten die Ende Juli — zur Zeit der ersten Embryonalstadien — ebenfalls an Ort und Stelle untersuchten Tiere gerade das Gegenteil, indem der Enddarm ausnahmslos, der Magen und Dünndarm in den meisten Fällen mit Nahrung gefüllt war. Zu betonen ist auch hier bei diesen Beobachtungen, daß Hand in Hand mit einem gefüllten Darmkanal sich auch ein wohlausgebildeter Kristallstiel feststellen ließ. Besonders auffallend war dies auch für die im Juli untersuchten Exemplare. In den selteneren Fällen, in denen der Darminhalt spärlich war, ließ sich auch durchgehend eine rudimentäre Beschaffenheit des Kristallstieles feststellen.

Anderseits dürften doch wohl die beiden Angaben: daß der Kristallstiel nach HAZAY als Reservoir für die Wintermonate dienen soll und diejenige BIEDERMANNS, daß die Nahrungsaufnahme sich hauptsächlich auf die Wintermonate beschränke, unmöglich miteinander zu verein-

baren sein. Dieser offenbare Widerspruch, zusammen mit der guten Ausbildung des Kristallstieles unmittelbar nach den Wintermonaten, wie ich sie beobachten konnte, wird gelöst, wenn man mit MITRA die Substanz des Kristallstieles als Verdauungsferment betrachtet. Dann ist es erklärlich, daß nach HAZAY der Kristallstiel vor den Wintermonaten seine größten Dimensionen erreicht, daß nach BIEDERMANN die reichlichste Nahrungsaufnahme in den Wintermonaten stattfindet und daß nach meinen Beobachtungen der Kristallstiel sich auch nach den Wintermonaten in guter Ausbildung vorfindet.

Neben diesen beiden Hauptauffassungen: Die eines Verdauungsfermentes und die eines Nahrungsreservoirs treten die andern Anschauungen heute vollkommen zurück. Außer den von MITRA diskutierten Ansichten erwähne ich nur noch (nach BIEDERMANN) S. 1034: »v. HEIDE und CAILLAUD setzen den Kristallstiel zur Fortpflanzung in Beziehung, während andre in ihm eine Art von Endoskelet erblickten. Nach POLI sollte er zum temporären Verschluß wenigstens einiger Lebermündungen dienen und so den Eintritt der Galle in den Magen beschränken. MECKEL, CARNER und BALFOUR hielten ihn für ein Analogon der Radula der Cephalophoren, also ein Kauorgan. Eine ähnliche Auffassung vertrat auch SABATIER, indem er meinte, daß die Nahrungsteilchen zwischen dem Kristallstiel und der Cilienbekleidung des ihn umschließenden Darmabschnittes mechanisch zerkleinert werden.« Alle diese Auffassungen haben heute nur noch historisches Interesse, da sie sich durch die morphologischen Befunde der neueren Arbeiten von selbst erledigen.

Aus weiteren rein morphologischen Überlegungen möchte ich mich der Auffassung MITRAS anschließen. Nach ihm ist der Vorgang der, daß am vorderen Ende des Kristallstieles die Nahrung zum Teil in leichter verdauliche Stoffe umgewandelt wird, die sich daraufhin in der andern Falte des Kristallstieldarmes weiter bewegt, weshalb er für diese Falte den Namen »Nahrungsrinne« eingeführt hat. Daß die Nahrung wirklich in einem veränderten Zustande den Kristallstieldarm passieren muß, geht aus meiner Beobachtung hervor, wonach Fettreaktion durch Osmiumsäure in den Epithelzellen des Magens reichlich, im Kristallstieldarm dagegen überhaupt nicht vorkommt und wieder im Dünndarm beginnt. Nimmt man an, daß die den Kristallstieldarm passierende Nahrung unter der fermentativen Wirkung des Kristallstieles gestanden hat, so ist es verständlich, daß bei den im Kristallstieldarm von Epithelzellen aufgenommenen Nahrungströpfchen die Schwarzfärbung durch Osmiumsäure unterbleibt und erst

im Dünndarm wieder beginnt, wenn durch die allmähliche Auflösung der Cellulosemembranen weitere Nahrung zur Resorption frei wird.

Noch von einem weiteren Gesichtspunkt komme ich zu der Auffassung Mitras. Das vordere Ende des Kristallstieles ist stets mit einem großen Nahrungsbrei versehen. Anderseits ragt er zu ein Viertel seiner Länge frei in den Magen hinein. Diese Beobachtungen lassen zwei Möglichkeiten zu. Entweder, die Nahrung bildet sich mit Hilfe des Verdauungssecretes der Leber in den Kristallstiel um (Nahrungsreservoir) oder, der Kristallstiel löst sich auf und wirkt auf den Nahrungsklumpen ein (Verdauungsferment). Weitere Möglichkeiten scheinen mir unwahrscheinlich, wenn man den Kristallstiel als vorhanden annimmt.

Ich greife zurück auf die konzentrische Schichtung des Kristallstieles. Im Magen habe ich trotz vieler Bemühungen keine Einrichtung finden können, durch die eine konzentrische Schichtung zustande kommen könnte. Anderseits ragt aber der Kristallstiel frei in den Magen hinein. Wie soll also die Schichtung zustande kommen? Diese Schwierigkeit läßt sich nicht umgehen, wie mir scheint, wenn man den Kristallstiel als Nahrungsreservoir auffaßt. Verständlich jedoch wird dieser Umstand, wenn man in ihm ein Verdauungsferment sieht, das (ob mit oder ohne Einwirkung der Leber, lasse ich zunächst dahingestellt) in der Kristallstielfalte entsteht und entsprechend der Auflösung am vorderen Ende in den Magen hinein vorgeschoben wird.

c. Seine Entstehung.

Das führt uns hinüber zu der Frage nach der Entstehung des Kristallstieles. Dazu bemerkt Biedermann (S. 1038): »Wenn man berücksichtigt, daß im Epithel des ganzen Verdauungstractus sich, abgesehen von spärlichen, wahrscheinlich Schleim absondernden Zellen, (vgl. darüber den voraufgegangenen Abschnitt über die Secretion) nur flimmernde Elemente finden, deren Secretionstätigkeit mehr als zweifelhaft ist, lenkt sich die Aufmerksamkeit naturgemäß auf die Mitteldarmdrüse (»Leber«), von der es als sicher gelten darf, daß sie ein wahrscheinlich wie bei den andern Mollusken eiweißreiches Secret liefert. Immerhin erscheint die Vermutung wohl berechtigt, daß der Kristallstiel nicht sowohl als ein Secret des Darm- bzw. Cöcalepithels aufzufassen ist, sondern sozusagen ein Kondensationsprodukt der von der Mitteldarmdrüse gebildeten Absonderung darstellt.«

Auf Grund der schon erwähnten Beobachtung Mitras, wonach er gelbe Pigmentzellen aus der Leber in der axialen Zone des Kristallstieles wahrnehmen zu können glaubte und auf Grund des Nachweises

eines amylolytischen Fermentes in der Leber kommt dieser zu derselben Auffassung.

Indessen ist mit dieser Anschauung die konzentrische Schichtung nicht vollauf erklärt. Nimmt man ferner an, daß die Leber ihr Secret in die Kristallstielfalte ergießt, so müßten schon die Wimperzellen die konzentrische Schichtung des Secretes hervorrufen. Damit ist aber die streng konzentrische Schichtung, wie mir scheinen will, nicht genügend erklärt; außerdem ist nicht einzusehen, wie die in der Kristallstielfalte offenbar vorher vorhandenen Verunreinigungen durch Nahrungspartikelchen immer gerade in die axiale Zone des Kristallstieles zu liegen kommen sollen. Anderseits kann das körnige, zähflüssige Innere bei frischgebildeten Kristallstielen kein Gegenargument liefern, denn Mitra spricht ihm nicht absolut jede Schichtung ab, sondern spricht von "much less perfectly striated". Also doch geschichtet, wie ich es mit Mitra übereinstimmend beobachten konnte. Auch das periodische Hineinergießen des Lebersecretes in die Kristallstielfalte scheint mir nicht genügend, um die konzentrische Schichtung zu erklären (s. Fig. 56). Diese Schwierigkeiten lösen sich, wenn man eine Abscheidung des Kristallstieles in der Kristallstielfalte selbst annimmt. Dann ist es verständlich, daß die gerade in der Falte vorhandenen Verunreinigungen genau central eingeschlossen werden.

Es ist dann auch erklärlich, daß am hinteren Ende, wo der Kristallstiel entsprechend seiner Auflösung am vorderen Ende successiv weiter gebildet wurde, die konzentrische Schichtung noch nicht so deutlich auftritt wie an den dickeren Teilen. Es wäre dann auch verständlich, daß der Kristallstiel bei *Pholas* u. a., wo er in einem besonderen Blindsack eingeschlossen liegt, niemals Verunreinigungen zeigt, nach Mitra u. a., während, wie mir scheinen will, kein Grund vorhanden sein dürfte, nicht anzunehmen, daß beim Erguß des Lebersecretes in den Kristallstielblindsack nicht auch Verunreinigungen mit hinein kommen sollen.

Stellt man sich indessen, wie auch Biedermann hervorhebt, auf den Standpunkt der Abscheidung vom Epithel der Kristallstielfalte, so ist die Schwierigkeit zu überwinden, daß dann flimmernde Zellen secernieren müssten.

Wir haben gesehen, daß flimmernde Zellen des ganzen Darmkanals zur Resorption befähigt sind, ohne merkbare Veränderung im Wimperapparat zu zeigen. Da man aber auch sonst gezeigt hat, daß Resorptions- und Secretionsvorgänge sehr viel analoges haben und nur in entgegengesetzten Richtungen verlaufen, so ist die Möglichkeit einer Secretion flimmernder Elemente nicht ohne weiteres von

der Hand zu weisen. Daß wir in der Kristallstielfalte so stark entwickelte Wimpern haben, darf nicht weiter befremden, da, wie man den Kristallstiel auch auffassen will, als Nahrungsreservoir oder als Fermentträger, sie stets die Aufgabe haben, den Kristallstiel weiter zu bewegen, da dies durch eine peristaltische Bewegung infolge der spärlich entwickelten Muskulatur ausgeschlossen erscheint.

Für diese Vermutung, daß der Kristallstiel als Secretionsprodukt des Epithels der Kristallstielfalte aufzufassen sei, fanden sich bei genauerem Studium weitere Anhaltspunkte. Auf einer ganzen Strecke innerhalb des betreffenden Epithels ergaben sich in einem Präparat, das einen frisch gebildeten Kristallstiel aufwies, Bilder, wie ich sie in Fig. 58 wiedergegeben habe. Wir haben wiederum die schon oben besprochenen Verhältnisse vor uns: sehr dichte Wimpern, Basalkörper und Faserwurzeln. Das proximale Ende der Zellen zeigte die schon öfter erwähnte schmutzig dunkle Färbung, trotz sonstiger starker Ausziehung des Präparates. Außerdem zeigten die Kerne eine dunklere, verschwommenere Färbung als sonst. Ein Chromatinnetz war nicht festzustellen. Das Bemerkenswerteste jedoch war mir, daß sich zwischen den Kernen und dem Faserwurzelapparat hellere bläschenförmige Gebilde vorfanden, und zwar durchgehends in all den Zellen, deren Kerne die erwähnte dunkle Färbung aufwiesen, und das nicht nur bei Hämatoxylin, sondern auch bei Safraninfärbung. Durch die verschiedenen Färbungen erscheint mir ein Kunstprodukt ausgeschlossen. Das ganze Bild, das ich nicht nur einmal, sondern mehrmals beobachten konnte, machte mir durchaus den Eindruck von Secretionserscheinungen. Eine Degeneration scheint mir wegen des ununterbrochenen Vorkommens solcher Zellen nebeneinander ausgeschlossen. Ferner konnte ich sehr häufig in den Epithelzellen der Kristallstielfalte eine unregelmäßige Gestalt des Zellkernes feststellen (vgl. Fig. 59), wie sie sonst in secernierenden Zellen während deren Tätigkeit häufig vorkommen. Bei der guten Konservierung der Objekte konnte es sich kaum um mechanische Veränderungen handeln.

In Übereinstimmung mit Mitra möchte ich also den Kristallstiel für ein Reservoir eines Verdauungsfermentes halten, hinsichtlich aber seiner Entstehung möchte ich im Gegensatz zu der Auffassung Mitras und Biedermanns, um die Strukturverhältnisse des Kristallstieles befriedigend erklären zu können, und wegen der eben mitgeteilten Beobachtungen eine Abscheidung des Kristallstieles von dem Epithel der Kristallstielfalte für wahrscheinlicher halten.

Zum Schluß sei erwähnt, daß List bei *Mytilus* zu derselben Auf-

fassung des Kristallstieles gelangt, d. h. ihn als innerhalb des Kristallstieldarmes entstehend annimmt und sich ebenfalls für eine fortgesetzte Lösung am vorderen Ende ausspricht, wobei ihn die kräftigen Wimpern der Kristallstielfalte in Rotation versetzen und ihn gleichzeitig in den Magen vorschieben. Hinsichtlich des genaueren Vorganges der Secretion vertritt er jedoch eine etwas andre Auffassung. Er schreibt nicht, wie hier, den sämtlichen Zellen der Kristallstielfalte secretorische Tätigkeit zu, sondern den beiderseitigen hohen Epithelwül-



Fig. 58.
Epithelzellen aus der Kristallstielfalte mit secretorischen (?) Erscheinungen.



Fig. 59.
Epithelzellen aus der Kristallstielfalte mit stark veränderten Kernen.

sten am Eingang der Kristallstielfalte (S. 272 und Taf. XXII, Fig. 2). Diese höheren Zellen wurden weiter oben erwähnt (Fig. 15), scheinen aber hier bei *Anodonta* bei weitem nicht die hervortretende Ausbildung zu besitzen wie bei *Mytilus*.

An diesen Zellen selbst hat LIST keine Secretionserscheinungen feststellen können, vielmehr auf die secernierende Tätigkeit dieser Zellen geschlossen durch Fütterungsversuche mit Tusche, wobei zu beob-

achten war, daß die Tuschekörnchen auf dem Wege der Übertragung durch die beiden Epithelwülste mit deren Secret zusammen auf den in beständiger Rotationsbewegung befindlichen Kristallstiel gelangen. Demgegenüber dürfte wohl nicht ohne weiteres als zwingend anzusehen sein, daß die Tuscheteilchen nur so, d. h. durch Vermischung mit dem Secrete der beiden Epithelwülste in den Kristallstiel hineingelangen, vielmehr halte ich es auf Grund andrer feinerer Einschlüsse auch in peripheren Zonen des Kristallstieles für durchaus möglich, daß die Tuscheteilchen auch in die Kristallstielfalte selbst zwischen die Wimpern und den Kristallstiel hineingeraten und erst dort mit dem Secret der Zellen der Kristallstielfalte zusammen dem Stiele aufgelagert werden.

II. Die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis.

Über die Leber, oder besser gesagt, die Mitteldarmdrüse der Mollusken sind wir genauer orientiert durch die Mikrographie von J. Frenzel, der seine Untersuchungen weniger dem Aufbau und der Lagerung des Organes als vielmehr einer eingehenden Beschreibung der die Drüsen zusammensetzenden Zellelemente gewidmet hat. Da er indessen bei dem umfangreichen von ihm bearbeiteten Material die Unioniden nicht mehr in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat, so mußte versucht werden, die folgenden Beobachtungen durch Vergleich mit den Befunden J. Frenzels an nahe verwandten Formen zu stützen.

Neben diesen Untersuchungen kamen, wenn auch weit weniger, die zusammenfassenden Ausführungen W. Biedermanns in dem Wintersteinschen Handbuche der Physiologie in Betracht über die Gastropodenleber. Indessen besitzt die Mitteldarmdrüse der Gastropoden nach den übereinstimmenden Angaben J. Frenzels und W. Biedermanns einen bedeutend komplizierteren Bau als die der Lamellibranchier, weshalb von der Biedermannschen Zusammenfassung für den hier vorliegenden Zweck nur ein kleiner Teil zu berücksichtigen ist.

1. Aufbau der Mitteldarmdrüse.

Schon früher wurde erwähnt, daß die umfangreiche Mitteldarmdrüse den Magen allseitig umgibt. Bei oberflächlicher Betrachtung und ohne weitere Präparation erscheinen die Lebermassen als einheitlich und zusammenhängend. Nach dem Abpräparieren der die Drüse überziehenden dünnen Körperhaut, die im wesentlichen nur aus einem

Epithel besteht, lassen sich jedoch, entsprechend der Anzahl der Leberöffnungen, drei größere Lappen unterscheiden, deren Abgrenzungen gegeneinander allerdings nicht an allen Stellen gleich deutlich zu erkennen sind. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Lebermassen insofern von der symmetrischen Ausbildung abweichen, als sie auf der linken Seite des Tieres, wenn auch nicht erheblich, die der rechten Seite überwiegen. Das hat wohl seinen Grund darin, daß auf der rechten Seite des Tieres die früher eingehend besprochene Magenfalte (Fig. 4 *fa*) einen großen Raum einnimmt, der an der entsprechenden Stelle der linken Seite der Leber zur Verfügung steht.

Nach diesen Vorbemerkungen läßt sich über die Lage und Ausdehnung der Leberlappen folgendes aussagen (vgl. Schemata Fig. 60*a* u. *b* und Fig. 3 u. 4): Es sei hier wiederholt, daß zwei der schon erwähnten drei Leberöffnungen von *Anodonta* in einigermaßen symmetrischer Anordnung am ventralen Teile des Magens anzutreffen sind, während ein dritter kleinerer Gang mehr dorsal mündet. Dieser Lage der Lebermündungen entsprechend findet sich auf der rechten Seite des Tieres, ventral vom Magen, ein größerer Leberlappen (Fig. 60*a la2*), der seine Secretmassen durch die mit *loe2* bezeichnete Öffnung in den Magen ergießt. Die beiden andern Leberöffnungen treten in diesem Schema (Fig. 60*a*) nicht zutage. Wohl aber ist weiter ein Teil des dem Magen dorsal aufgelagerten, der dritten Leberöffnung zugehörigen Lappens zu erkennen (Fig. 60*a*, la_3). Außerdem ist hervorzuheben, daß, wie Schema 60*a* ebenfalls erkennen läßt, der zur linken Seite gehörende Lappen noch teilweise über die Medianlinie hinaus auf die rechte Seite hinübergreift, worin wiederum eine gewisse Asymmetrie zu erblicken ist (Schema 60*a*, la_1).

Ist hier auf der rechten Seite die Grenze zwischen dem ventralen und dem dorsalen Lappen (la_2, la_3) ganz deutlich zu erkennen, so tritt uns nun bei Betrachtung der linken Seite anscheinend ein mächtiger einheitlicher Lappen entgegen. Bei weiterer Präparation läßt sich indessen feststellen, daß der obere Teil dieser scheinbar einheitlichen Masse dem dorsalen Leberlappen angehört, der seine Secretmassen durch die in Schema 60*b* mit loe_3 bezeichnete Öffnung in den Magen ergießt, während der ganze übrige, ventrale Teil des Lappens seine Secretmassen in zwei größere Lebergänge sammelt, denen entsprechend dieser Lappen nach unten hin schwach geteilt erscheint. Indessen wurde schon früher betont, daß diese beiden großen Lebergänge sich kurz vor dem Eintritt in den Magen (Fig. 3) zu einem einzigen Lebergang vereinigen, weshalb man, wie schon gelegentlich der Besprechung

der Magenform ausgeführt, zweckmäßiger von drei Leberöffnungen spricht, anstatt sie zu vier anzugeben (VOGT und YUNG, BIEDERMANN).

Über die räumliche Ausdehnung dieser Lebermassen läßt sich, bei allen Exemplaren übereinstimmend, folgendes bemerken: Vorne bis dicht an den vorderen Adductor heranreichend, erstrecken sie sich

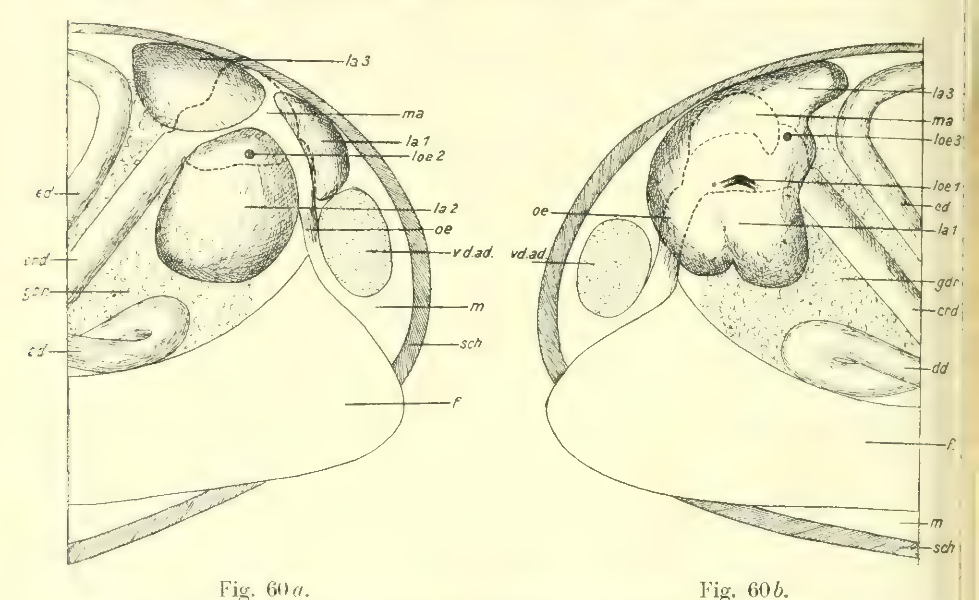


Fig. 60*a*. Fig. 60*b*.

Schema der vorderen Hälfte des Tieres zur Demonstration der Leberlappen. *a*, Rechte Seite des Tieres; *la1*, *la2*, *la3*, Leberlappen; *ma*, Magen; *loe2* rechte ventrale Leberöffnung; *oe*, Oesophagus; *vd. ad*, vorderer Adductor; *m*, Mantel; *sch*, Schale; *f*, Fuß; *crd*, Kristallstieldarm; *dd*, Dünndarm; *ed*, Enddarm; *gdr*, Geschlechtsdrüse. b. Linke Seite des Tieres: *loe1*, linke ventrale Leberöffnung; *loe3*, dorsale Leberöffnung. Sonst wie bei a.

in dem dorsalen Lappen bis dicht an die scharfe Umbiegungsstelle des Enddarms kurz vor dem Eintritt ins Herz, während die beiden größeren einigermaßen symmetrisch angeordneten, ventralen Lappen mit ihren äußersten Verzweigungen in das Geschlechtsgewebe des Fußes hineindringen und gegen dieses nicht scharf abgegrenzt sind. Zu erwähnen wäre noch, daß nur eine kleine Stelle des Magens nicht von der Mitteldarmdrüse überdeckt wird, nämlich ein Teil der Falte (Fig. 4) und zwar dort, wo auf der rechten Seite des Tieres die drei Leberlappen zusammenstoßen (Schema 60*a*).

Die weitgehenden baumförmigen Verästelungen der Lebergänge in diesen Lappen lassen sich besonders leicht durch Injektionen des Organes mit gefärbtem Paraffin von niedrigem Schmelzpunkt und nachheriges Abmacerieren des Lebergewebes in Kalilauge feststellen.

An solchen Präparaten erkennt man leicht ein dichtes Gewirr baumförmiger Verästelungen der Lebergänge, bei deren Verzweigungen sich indessen eine Konstanz nur in allernächster Nähe des Magens und auch dort nur in gewissen Grenzen feststellen läßt. Weiter als in Fig. 3 die Lebergänge eingezeichnet sind, dürfte diese Konstanz kaum reichen. Entsprechend den drei großen Leberlappen verzweigen sich die Lebergänge unmittelbar hinter der Mündung in den Magen, indem sie sich

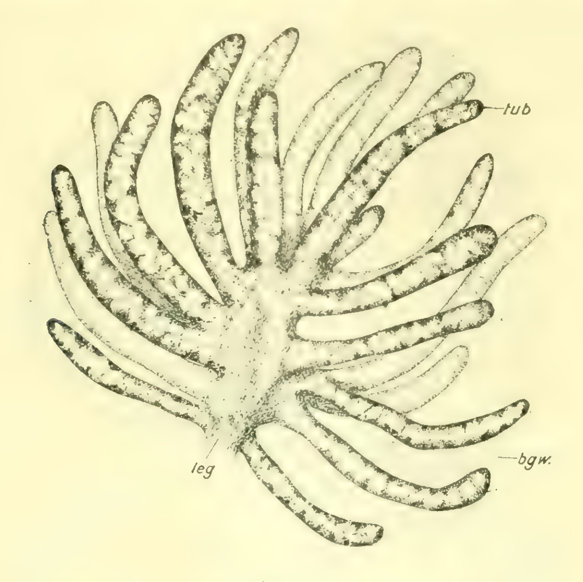


Fig. 61.
Letztes Ende eines Leberganges mit den ansitzenden Tuben, die die zahlreichen Secretklumpen durchschimmern lassen.

baumartig in immer dünnere Gänge verästeln. Dabei stellt jeder der drei Lappen ein solches baumförmiges Geäst der Lebergänge dar. Irgendein bestimmtes Verzweigungsschema läßt sich nicht darauf anwenden. Man kann sowohl beobachten, daß von einem größeren Gang mehrere kleinere Gänge abgehen, als auch, daß ein Gang sich in zwei gleich große Äste gabelt und diese sich wieder verzweigen, indem sie an Durchmesser allmählich abnehmen.

An die letzten Verzweigungen dieser Lebergänge schließen dann die Drüsenschläuche an, die einen typischen tubulösen Bau aufweisen und von der Einmündungsstelle in den Lebergang bis zu ihrem blind geschlossenen Ende ihren Durchmesser in keiner Weise verändern, also streng röhrenförmigen Bau besitzen. Diese Drüsenröhrchen vereinigen sich nicht untereinander, sondern münden getrennt in großer

Anzahl in einen gemeinsamen Lebergang. Diese Verzweigungsform kommt zum Ausdruck in Fig. 61, einem nach dem Leben gezeichneten kleinen Stück eines Leberläppchens. Man sieht hier zahlreiche Drüsenschläuche, die eine typisch röhrenförmige Gestalt erkennen lassen, getrennt von einander in das letzte Ende eines Leberganges münden. Besonders bei jungen Tieren läßt sich diese Art der Verzweigung an jedem Stückchen der Leber feststellen, wird jedoch bei alten Tieren undeutlicher. Diese ganze Masse nun ist eingebettet in ein lacunäres Bindegewebe, auf das weiter unten noch einmal zurückzukommen ist.

Damit wäre die Mitteldarmdrüse zerlegt in ihre drei wesentlichen Bestandteile: 1. die Lebergänge, 2. die Drüsenröhrchen, 3. das Bindegewebe. Da uns die Drüsenröhrchen am eingehendsten zu beschäftigen haben, so stellen wir ihre Besprechung hier voran.

2. Das Epithel der Drüsenröhrchen.

Betrachtet man einen Querschnitt durch einen solchen Tubus, wie sie in ganz gleichmäßiger Ausbildung die ganze Mitteldarmdrüse zusammensetzen, so erkennt man auch bei starker Secretion eine durch-

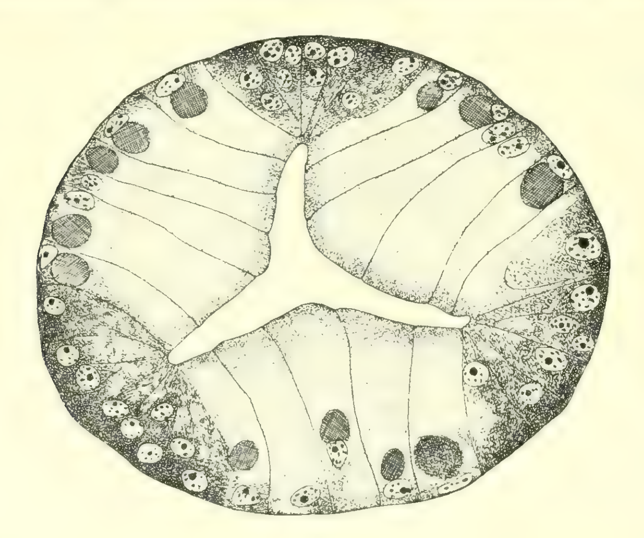


Fig. 62.

Querschnitt durch einen Lebertubus. Große keulenförmige Fermentzellen mit kleineren dunkleren Zellen abwechselnd. In den Keulenzellen nur wenige kleine Secretklumpen.

aus regelmäßige Anordnung in je drei Partien (Fig. 62). Von diesen bestehen die einen aus hell gefärbten Zellen, die dazwischen liegenden Komplexe aus bedeutend niedrigeren, nach oben spitz zulaufenden

Zellen, die sich durch ihr außerordentlich stark tingiertes Protoplasma von den benachbarten hellen Zellen unterscheiden. Da die Zellen kleiner sind, tritt in diesen Partien eine größere Anzahl von Kernen hervor. Von dieser sehr regelmäßigen, beinahe mathematisch genauen Dreiteilung des kreisförmigen Tubenquerschnittes fand sich nur in seltenen Fällen eine Abweichung, indem die Zellkomplexe gelegentlich in der Vierzahl auftraten.

Nach den eingehenden Untersuchungen J. FRENZELS über die Mitteldarmdrüse der Mollusken lassen sich in den Tuben im allgemeinen drei Arten von Zellen unterscheiden: 1) Die sogenannten Körnerzellen: »Sie enthalten außer dem Protoplasma und dem Kern einen meist gesonderten kugeligen Ballen von blasenartigem Aussehen, welcher eine Anzahl mehr oder minder stark und verschieden gefärbter Körner, größere und kleinere Fettkügelchen und je nach den Umständen mehr oder weniger zahlreiche Eiweißklümpchen enthält« (J. FRENZEL, Teil I, S. 115). 2) Die sogenannten keulenförmigen Fermentzellen: »Gerade wie die Körnerzellen besitzen die keulenförmigen Fermentzellen gleichfalls einen Secretballen, welcher als ihr Hauptbestandteil anzusehen ist. Auch dieser enthält mehr oder minder stark gefärbte Einschlüsse, jedoch von flüssiger oder etwas schleimiger bis halbfester Konsistenz und von höchst verschiedener, meist aber von annähernd kugeliger oder tropfenartiger Gestalt« (Teil I, S. 173). 3) Die Kalkzellen, d. h. Zellen mit kleinen stark lichtbrechenden Kugeln, von denen es heute noch einigermaßen zweifelhaft ist, ob es sich um Calciumcarbonate oder -phosphate handelt.

Von diesen drei Zellarten nun gibt J. FRENZEL das gänzliche Fehlen der Kalkzellen bei den Lamellibranchiern an und das Überwiegen der Körnerzellen im allgemeinen über die keulenförmigen Fermentzellen. Da J. FRENZEL seine Untersuchungen nicht auf die Unioniden ausgedehnt hat, so mußten die Befunde an der Mitteldarmdrüse von *Anodonta* mit denen FRENZELS an benachbarten Formen verglichen werden. Für die den Unioniden nächststehende von ihm untersuchte Form, *Cardium edule,* gibt FRENZEL ein von der sonstigen Verteilung abweichendes bedeutendes Überwiegen der keulenförmigen Fermentzellen über die Körnerzellen an und für die Form *Venus decussata* das Vorhandensein der keulenförmigen Fermentzellen allein (Teil II, S. 332). Diese Formen scheinen nun eine Überleitung zu bilden zu den bei *Anodonta* gemachten Befunden, insofern, als sich hier nirgends eine Zellart nachweisen ließ, die sich unter den Begriff der FRENZELschen Körnerzellen hätte bringen lassen. Und deshalb erscheint die Leber von

Anodonta, wenn wir zunächst einmal von den kleineren Zellen mit dunkler tingiertem Protoplasma absehen, aufgebaut aus nur einer einzigen Zellart, den keulenförmigen Fermentzellen J. Frenzels.

Betrachtet man die Leber eines normal ernährten Tieres an Zupfpräparaten, so fallen enorme Mengen von gelbbraun gefärbten klumpigen Ballen auf, die in einer mehr homogenen, etwas heller gefärbten, zähen Flüssigkeit unregelmäßige, meist aber kugelige Einschlüsse bergen. Wir haben es hier mit den einen großen Teil der Zellen einnehmenden Secretklumpen zu tun, die bei jedem Schnitt durch die Leber sich außerordentlich leicht aus den Zellen herauslösen und bei geringem Druck auf ein kleines Stückchen der Mitteldarmdrüse unter dem Deckglas in enormer Menge das ganze Gesichtsfeld überschwemmen. Dabei halten die gänzlich aus dem Protoplasma losgelösten Secretklumpen noch lange ihre kugelförmige Gestalt bei, was auf eine ziemlich zähflüssige Konsistenz der Ballen schließen läßt. Erst bei längerer Einwirkung der umgebenden Flüssigkeit tritt eine Lösung der Fermentballen ein.

Vergleicht man diese Zupfpräparate mit konservierten Objekten (am geeignetsten erwies sich hierfür, mit W. Biedermann übereinstimmend, ein Osmiumsäure enthaltendes Gemisch), so läßt sich die Lage dieser Secretklumpen innerhalb keulenförmiger an der Basis verjüngter Zellen feststellen. Allerdings sind die Secretballen dabei zum Teil extrahiert und in der Form der Einschlüsse stark verändert. Bei reger Secretionstätigkeit der Leber die ganzen Zellen ausfüllend (Fig. 63) können sie im Ruhezustande an Zahl und Größe ganz bedeutend zurücktreten (Fig. 62). In der Regel scheint in jeder Zelle nur ein Fermentklumpen vorzukommen, indessen ließen sich auch häufig Bilder beobachten, die es unzweifelhaft erscheinen ließen, daß mitunter zwei solcher Secretklumpen in der Zelle auftreten können (Fig. 63). Bei stärkerer Vergrößerung ist ein solcher Secretklumpen nach dem Leben mit den unscharf begrenzten und fein granulierten Einschlüssen in Fig. 64 zur Darstellung gebracht.

Das massenhafte Auftreten dieser Ballen bedingt es, daß von ihrer Färbung die Gesamtfärbung des Organes fast ausschließlich abhängt. Dem Umstande entsprechend, daß die Mitteldarmdrüse in aktivem Zustande bei jüngeren Tieren heller braungrün, bei älteren mehr dunkelbraun gefärbt ist, läßt sich an jungen Drüsen eine mehr gelbliche, bei älteren eine mehr gelbbraune Färbung der Fermentballen feststellen. Anderseits nimmt die Färbung des Organes ab bei längerem Hungern des Tieres, was dem allmählichen Verschwinden der Secretklumpen entspricht.

Hat der Secretklumpen seine definitive Größe erlangt, so rückt er immer weiter dem distalen Ende der Zelle zu und wird alsdann als Ganzes aus der Zelle ausgestoßen. So findet man denn auch am konservierten Exemplar bei reger Tätigkeit der Drüse das Lumen der Tuben von Secretklumpen erfüllt, die in ihrem Bau mit den in der Zelle liegenden noch vollkommen übereinstimmen. Bei sehr starker Produktion erscheint dann häufig das Lumen der Tuben nicht mehr in der drei- bis vierstrahligen Gestalt, wie sie in der Fig. 61 zum Ausdruck kommt, sondern zeigt sich im Querschnittsbilde kreisförmig aufgetrieben, um die gewaltigen Secretmassen aufnehmen zu können.

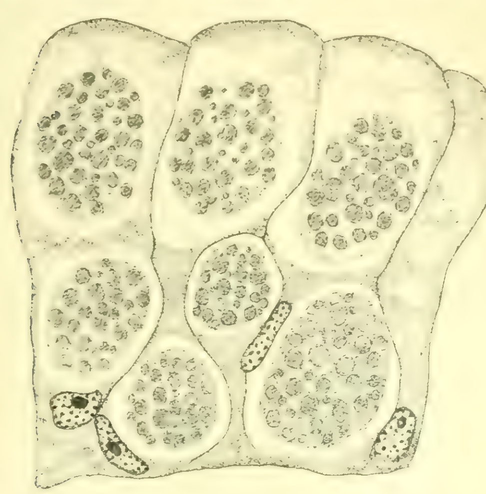


Fig. 63.
Fermentzellen stärker vergrößert mit großen Secretklumpen.

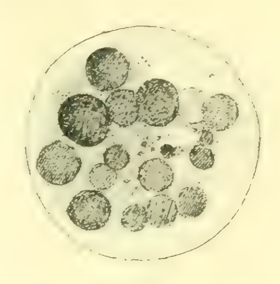


Fig. 64.
Einzelner Secretklumpen stärker vergrößert.

Über die Entstehung der Fermentklumpen innerhalb der Zelle läßt sich mit J. Frenzel nur soviel aussagen, daß sie im basalen Teile der Zelle durch allmähliches Wachstum aus kleineren Ballen entstehen. Über die feineren Vorgänge dabei sind wir ebensowenig imstande etwas Gesichertes auszusagen, wie über die Secretionsvorgänge im allgemeinen. Indessen scheint man nicht fehlzugehen, diese Fermentklumpen auf Grund ihrer Gestalt und ihrer Abscheidung in toto ohne protoplasmatische Grundsubstanz anzusehen, was der Auffassung der Abscheidung der Fermentklumpen in einer Art Vacuole des Protoplasmas einige Wahrscheinlichkeit gibt.

Durch die einen sehr großen Teil des Zellraums einnehmenden Klumpen sind nicht nur die Zellgrenzen häufig sehr weitgehend deformiert, sondern auch die in ruhendem Zustande kugelrunden Kerne, die in den Zellen stets eine basale Lage annehmen. Neben der gewöhn-

lichen Sonderung in Chromatinpartikelchen und Nucleolus ist hier im Gegensatz zu den Zellen des Darmkanals häufig eine andre Verteilung gegeben. In allen Darmepithelzellen war eine schwächere Färbung des Nucleolus als bei den dem Gerüstwerk aufgelagerten Chromatinpartikelchen unverkennbar. Hier indessen ist häufig auf dem ganzen Kerngerüst mit Sicherheit keine Spur von Chromatin nachzuweisen. Es erscheint vielmehr als ein ganz blasses, zartes Maschenwerk (Fig. 67 und 68). Hingegen ist der Nucleolus sehr stark färbbar und im Verhältnis zur Kerngröße bedeutend stärker ausgebildet als in den Darmepithelzellen. Es scheint daher, als ob wir es hier mit einer Kombination von Chromatin und Nucleolarsubstanz, einem Amphinucleolus zu tun haben. Dafür lieferten die in dem Komplex der jungen Zellen aufgefundenen Mitosen, auf die weiter unten noch einmal zurückzukommen ist, insofern einen Anhaltspunkt, als sich bei der Bildung des Spiremfadens nunmehr neben dem Spirem ein in seinen Umrissen verschwommener, kleinerer, vor allem blasser gefärbter Nucleolus vorfand. Man gewinnt den Eindruck, als ob das Chromatin sich hier also zur Bildung des Spirems von dem Nucleolus abgesondert hätte und dieser sich nunmehr durch seine weniger intensive Färbung als echter Nucleolus dokumentierte.

Zu erwähnen wäre hier noch, daß, ähnlich wie in den Darmepithelzellen, zwei Nucleolen vorkommen können, die sich, wie gut zu beobachten war, in ganz analoger Weise wie dort aus einem Nucleolus durch einfache Längsdehnung und Durchschnürung bilden.

Von den durch die Secretklumpen entstehenden Deformationen abgesehen, zeigt das Protoplasma der Fermentzellen einen grobmaschigen Bau, der besonders im oberen Teile häufig deutlich ausgebildet ist. Der oberste Teil der Zelle wird erfüllt von einer Lage dichteren Protoplasmas (Fig. 63), die nach unten hin allmählich in die gröbere maschige Struktur übergeht. Bemerkenswert ist, daß häufig die obere Grenzlinie bis weit in die Röhrchen hinein aus dicht nebeneinander liegenden Körnchen zusammengesetzt erscheint, über denen man nach den Lebergängen zu noch einen sehr schwach entwickelten Zellsaum erkennen kann. Da die Darmepithelzellen aus typischen Wimperzellen mit gut ausgebildeten Basalkörperchen bestehen, so möchte man vermuten, daß es sich hier um Andeutungen eben jener Basalkörperchen handelt, zumal sich zwischen diesen Zellen auf dem Wege über die Lebergangzellen bis hin zu den eigentlichen Darmepithelzellen alle möglichen Übergänge finden. Für den allmählichen Übergang zwischen den Fermentzellen und den Lebergangzellen sei hin-

gewiesen auf Fig. 65. Ganz rechts haben wir typische Wimperzellen mit sehr schwach entwickelten Faserwurzeln. Unter allmählichem Abnehmen der Basalkörperchen, sowie des schmalen Zellsaumes gehen diese Zellen nach links hin über in die Fermentzellen. Dabei erscheint dann häufig, wie schon erwähnt, die Grenzlinie der Fermentzellen gegen das Tubuslumen ein Stück weit aus dicht nebeneinanderliegenden Körnchen zusammengesetzt. Da die einwandfreie Konservierung des Lebergewebes stets große Schwierigkeiten bereitet, so ließ sich nur sehr schwer feststellen, ob Wimpern in den Tuben selbst vorhanden sind oder nicht. Da sich indessen auch an gut konservierten Objekten wie auch am lebenden Material niemals in den eigentlichen Tuben auch nur eine Andeutung von Wimpern feststellen ließ, so dürfte man die Existenz

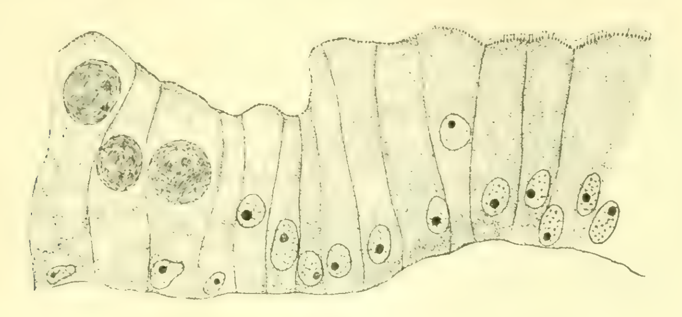


Fig. 65.

Übergang von den Wimperzellen der Lebergänge zu den Fermentzellen der Tuben. Rechts die Lebergangzellen, links die Fermentzellen, dazwischen Übergangsstadien.

von Wimpern für die keulenförmigen Fermentzellen mit großer Wahrscheinlichkeit verneinen können.

Dies stimmt mit den Angaben Frenzels durchaus überein. Zwar hat er, wie schon erwähnt, speziell die Unioniden nicht untersucht. Er gibt indessen für *Cardium edule* an, daß »an den keulenförmigen Fermentzellen eine Wimperung nicht wahrgenommen werden konnte«, wie er denn ganz allgemein über die von ihm untersuchten Formen bemerkt: »Bei den Mollusken ist der Zellsaum in der Mehrzahl der Fälle, so bei allen Lamellibranchiern, Prosobranchiern, Pulmonaten, Heteropoden und Pteropoden, sowie bei den meisten Opisthobranchiern außerordentlich dünn (niedrig) und so leicht zerstörbar, daß er nur unter besonders günstigen Umständen sichtbar ist« (Teil I, S. 168).

Für die ganze Auffassung der Mitteldarmdrüse ist es von großer Bedeutung, daß diese Fermentzellen nicht nur der Abscheidung der

Secretballen dienen, sondern zugleich eine resorptive Funktion besitzen. Konserviert man Leberstückchen eines gut genährten Tieres in einer Osmiumsäure enthaltenden Flüssigkeit, so bemerkt man, falls noch ein Stück des Magenepithels mitgeschnitten ist, das früher schon diskutierte Bild: Nicht nur die Epithelzellen des Magens, sondern auch die sämtlichen Zellen der Lebergänge und, das ist das Bemerkenswerte, auch die Zellen der eigentlichen Tuben sind dicht erfüllt von geschwärzten, also Fett enthaltenden Tröpfchen (Fig. 66). Nach dem durchaus analogen Aussehen mit den gelegentlich der Nahrungsaufnahme der Darmepithelzellen diskutierten Bildern und auf Grund des ganz kontinuierlichen Übergangs zwischen den Erscheinungen an Magenepithelzellen und Fermentzellen steht es wohl außer Zweifel, daß es sich hier um aufgenommene Nahrung handelt. Die Reaktion auf Fett, das ist hier zu betonen, erstreckt sich auf alle Zellen der Leber auch auf die dunkleren kleineren Zellen.

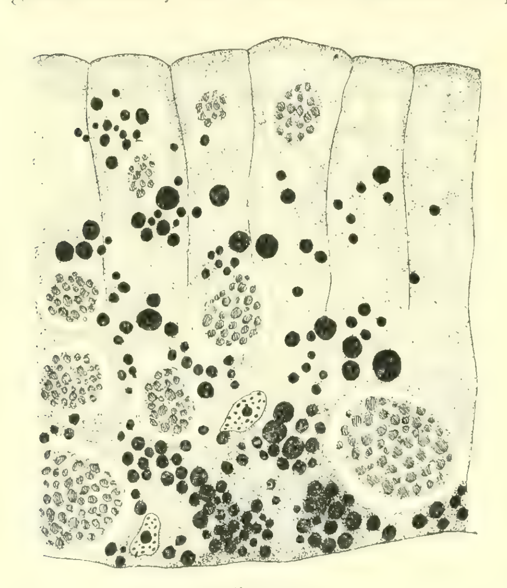


Fig. 66.
Keulenförmige Fermentzellen mit Secretklumpen und zahlreichen aufgenommenen Fettropfen.

Die anfänglich kleinen Fetttröpfchen ballen sich besonders in der Nähe der Zellkerne zu verhältnismäßig großen Klumpen zusammen. Hinsichtlich der Verdauung scheint aber hier, gegenüber den Erscheinungen bei den Darmepithelzellen, ein Unterschied zu herrschen. Die dort besprochenen Nahrungsballen, die in Menge das untere Ende der Zellen einnehmen und stets in das Protoplasma eines Leucocyten eingelagert sind, fehlen hier vollkommen. Nur in ganz seltenen Fällen war ein einem Nahrungsballen ähnliches Gebilde, das sich durch seine abweichende Färbung von den Fermentklumpen unterschied, aufzufinden, und auch in diesen Fällen war die Deutung des Befundes als wirklichen Nahrungsballens höchst zweifelhaft. Indessen fanden sich wohl recht zahlreiche solche Nahrungsballen innerhalb des Protoplasmas der Leucocyten im Bindegewebe der Leber, die nach der früher ge-

äußerten Ansicht auf dem Wege über das den Darm umhüllende capillare Blutgefäßsystem durch die Blutbahnen dorthin gelangt sind. Für die eigentlichen Tuben also läßt sich die Existenz von Nahrungsballen, wie sie bei den Darmepithelzellen auftreten, mit einiger Wahrscheinlichkeit verneinen.

Die Resorption der großen kompakten Fettropfen läßt sich an entsprechenden Präparaten leicht verfolgen. Die ursprünglich tiefschwarze Farbe geht vom Rande nach der Mitte fortschreitend, oder unter Vacuolisierung und Bildung von Fettringelchen, wie sie auch BIEDERMANN für *Helix* beschreibt (vgl. Fig. 300) in ein helleres schmutziges Grau über. Zwischen diesen und unregelmäßigen Protoplasmaklümpchen, in die ein großer Teil des Zellinhaltes zerfallen zu sein scheint, existieren dann alle möglichen Übergänge, so daß man wohl nicht fehl gehen wird, die Klümpchen Protoplasma als die ehemaligen Träger der Fettsubstanz anzusprechen. Wie die überaus häufigen Bilder von der in Fig. 66 dargestellten Art erkennen lassen, scheinen die beiden Vorgänge der Bildung der Secretballen und der Fettaufnahme nebeneinander her laufen zu können, denn es finden sich sehr häufig neben den zahlreich aufgespeicherten Nahrungsballen auch die Fermentklumpen in größerer Anzahl. Zu betonen ist also hier, daß infolge des Fehlens der Körnerzellen hier eine Trennung in Secretzellen und Resorptionszellen, wie es BIEDERMANN bei *Helix* vornimmt, nicht angebracht ist, daß hier vielmehr bei dem gegenüber den Gastropoden außerordentlich vereinfachten Bau der Mitteldarmdrüse von *Anodonta* secretorische und resorptive Funktion der einzigen sie aufbauenden Zellart, eben jenen Fermentzellen zukommt.

Hat die Fermentzelle eine Zeitlang der Secretion gedient, so geht sie zugrunde. Die hierbei auftretenden Degenerationserscheinungen der Kerne erinnern auffallend an den Typus, den BRASIL (S. 168—172) beschrieben hat als «émission de volumineuses hyalosphères avec enclave chromatique». An einem Objekt, daß einerseits zahlreiche Mitosen, anderseits umfangreiche Degenerationserscheinungen des secernierenden Epithels aufwies, fielen mehr oder weniger diffus gefärbte chromatische Ballen auf, die mit den von BRASIL gegebenen Abbildungen weitgehendste Ähnlichkeit besaßen. Es ließ sich weiter beobachten, wie diese Degenerationsvorgänge eingeleitet werden durch eine Vergrößerung, unregelmäßigere Färbung und Zerbröckelung des Nucleolus, der dann aus dem Kern ausgestoßen wird. So fand sich dann häufig der chromatische Ballen in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernrestes, d. h. eines nur noch das Liningerüst enthaltenden

Bläschens, das sich dem Ballen anschmiegte, ganz ähnlich, wie es in den BRASILschen Abbildungen zum Ausdruck kommt. Unter allmählicher Größenabnahme scheint sich dann nach und nach dieser chromatische, unregelmäßig gefärbte Ballen im Protoplasma aufzulösen.

Wie schon erwähnt, finden sich neben den Fermentzellen, die die Träger der enormen secretorischen Tätigkeit sind, innerhalb der »Crypten« kleinere dunkle Zellen (Fig. 62). Ihr Komplex ist, besonders mit Eisenhämatoxylin stark dunkel gefärbt und geht ohne scharfe Grenze in die größeren helleren Zellen über. Ein Blick auf das Querschnittsbild (Fig. 62) lehrt, daß dieser Zellenkomplex, der an seiner Basis zahlreiche Kerne enthält, nach oben hin nur mit einer ganz schmalen Zone in dem spitzen Winkel an das Lumen des Tubus angrenzt. Dadurch ist einmal eine nach oben hin verjüngte, d. h. spitz dreieckige Gestalt dieser Zellen notwendig, anderseits läßt sich leicht beobachten, daß ein sehr großer Teil dieser Zellen das Lumen des Tubus gar nicht erreicht.

Diese Zellen haben wohl eine doppelte Funktion. Einmal können sie, da sie noch nicht secernieren und infolgedessen widerstandsfähiger sind, als Stützleisten angesprochen werden, die bei starker Secretproduktion den Tubus vor allzu starker Deformation schützen sollen, eine Ansicht, die allerdings bisher nicht ausgesprochen wurde, die aber bei der regelmäßigen Abwechselung zwischen secernierenden und noch nicht secernierenden Zellen nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Denn auffallend ist, daß gerade immer die Dreizahl auftritt, d. h. eine solche Anzahl Leisten, die gerade ausreicht, um eine Verbiegung nach allen Richtungen zu vermeiden.

Weit wichtiger aber als diese mögliche Bedeutung ist die Auffassung der »Crypten« als Regenerationsherde für das secernierende Epithel. Zwar sagt J. FRENZEL darüber (Teil I, S. 165): »Eine andre Kernstruktur als die oben angegebene ist niemals aufzufinden, so namentlich keine, welche als caryokinetische Figur zu deuten wäre. Auch direkte Kernteilungsbilder, wie etwa eine Halbierung des Kernes, eine Einschnürung oder etwas dergleichen kann man kaum beobachten. Tatsächlich findet man vergesellschaftet mit reiferen Zellen zahlreichere jüngere, d. h. solche von bedeutend geringerer Größe, deren Kern sich von demjenigen ersterer Zellen in keinem Punkte unterscheidet. Es findet unzweifelhaft eine rege Zellproduktion statt, da die Körnerzellen bei der Secernierung ihres Inhaltes zugrunde gehen. Bei *Chiton* und *Patella*, wo die andern, die Fermentzellen fehlen und eine Verwechslung

mit diesen daher ausgeschlossen ist, sieht man auch in den Schnitten zahlreiche junge Zellen, meist von spitz dreieckiger Form und mit stark tingiertem Protoplasma. Wie aber diese Zellen entstehen, ist noch völlig unaufgeklärt.« und weiter (S. 238): »Schon bei den Körnerzellen wurde darauf hingewiesen, daß es ganz unmöglich war, an jenen Zellen Kern- und Zellteilungen irgendwelcher Art aufzufinden, und das gleiche muß nun auch für die Keulenzellen behauptet werden. Wie also die Epithelzellen in unsrer Drüse entstehen, ist das noch zu lösende Rätsel, auf welches ich schon an andrer Stelle hingewiesen hatte (Mitteldarmdrüse der Crustaceen).«

Da mir trotz dieser negativen Befunde J. FRENZELS die Auffassung der »Crypten« als Regenerationsherde für das nach der Secretion zugrunde gehende Epithel wahrscheinlich dünkte, so suchte ich nach Kernteilungsbildern und fand sie nach langem vergeblichem Bemühen in drei verschiedenen Präparaten in einer Anzahl, die man durchaus nicht als selten bezeichnen kann. Diese Mitosen, denn es handelte sich stets nur um indirekte Kernteilungsbilder, lagen ausgesucht an den Stellen, an denen sie vermutet wurden, d. h. in den »Crypten« und zwar an den scharfen Umbiegungsstellen. Von weiterem Interesse dürfte sein, daß sich bei demjenigen Objekte die meisten Mitosen fanden, welches auch die meisten Degenerationserscheinungen

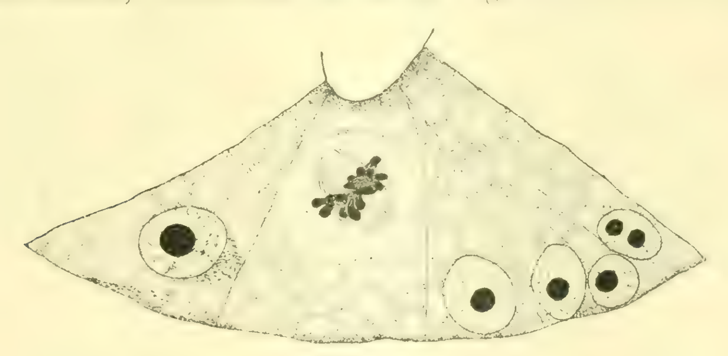


Fig. 67.
Mitose in den »Crypten«. Kerne mit sehr großem Nucleolus.

aufwies, so daß hier die Bedeutung der »Crypten« als Regenerationsherde für das Epithel offensichtlich zutage trat. Diese Erscheinungen erinnern an die beim Mitteldarm einiger Insekten beobachteten Verhältnisse, wo die Neubildung des Darmepithels von Crypten kleinerer dunkler Zellen aus erfolgt, die sich durch mitotische Teilung vermehren und zu den Epithelzellen auswachsen.

Ohne die speziellen Einzelheiten der indirekten Kernteilung weiter zu verfolgen, was sich bei dem sonst wenig charakteristischen Objekt nicht verlohnt, sei hier nur darauf hingewiesen (Fig. 67 u. 68), daß zu Beginn der Mitose bei der Bildung des Spirems der Nucleolus sich noch ziemlich lange verfolgen läßt, daß die sich teilende Zelle von der Basis ablöst, und ganz ähnlich, wie es uns bei den Darmepithelzellen entgegentrat, gegen das Lumen hin wandert. Gegenüber den Verhältnissen der Chromosomen in den Darmepithelzellen, die bereits eine ausführlichere Darstellung gefunden haben (»Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen«), scheint hier insofern ein kleiner Unterschied vorzuliegen, als die dort bandförmigen Chromosomen hier einen mehr grob granulierten Eindruck machen. Als Beleg für die Lage und das Vorkommen der Mitosen sei auf die Fig. 67 und 68 verwiesen, die sich beliebig hätten vermehren lassen. Zur Deutung der »Crypten« als Regenerationsherde genügt hier indessen einfach die Tatsache, daß, entgegen den Befunden FRENZELS, Mitosen wirklich und durchaus nicht selten, möglicherweise aber periodisch, je nach dem Ernährungszustande des Tieres vorkommen, und somit wären diese Befunde eine sichere Lösung des FRENZELschen »Rätsels«.

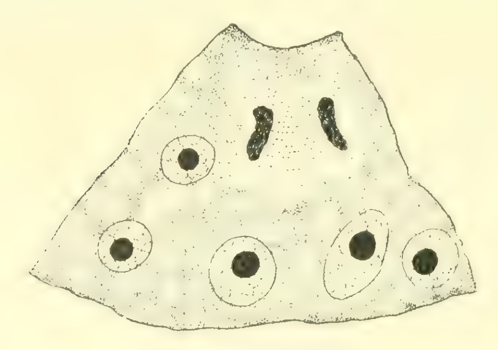


Fig. 68.

Wie Fig. 66. Tochterplattenstadium.

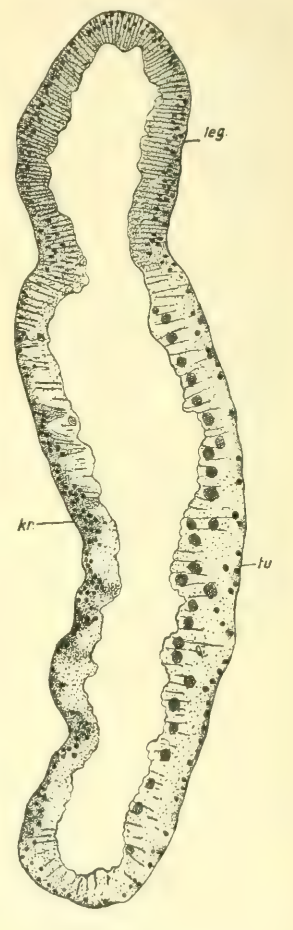


Fig. 69.

Vereinigung eines Lebertubus mit einem Lebergang. *leg*, Lebergang; *tu*, Tubus; *kr*, »Cryptenzellen«, die Regenerationszellen für das Epithel.

Zwischen diesen Zellen, die wir also mit Sicherheit als nichts andres als junge Fermentzellen aufzufassen haben, und den fertig ausgebildeten Fermentzellen finden sich denn auch in der Tat alle möglichen Übergänge, indem die Zellen größer und zugleich heller werden und an ihrem basalen Ende erst klein, dann allmählich größer werdend, die Fermentklumpen auftreten.

So erkennt man also die ganzen Drüsenröhrchen zusammengesetzt aus einer einzigen Epithelart, den keulenförmigen Fermentzellen J. Frenzels. Schon eingangs wurde erwähnt, daß sich nirgends auch nur eine Andeutung der bei den marinen Formen allerdings häufiger vorkommenden Körnerzellen auffinden ließ. Die Existenz der dritten Gruppe von Zellen, der Kalkzellen verneint J. Frenzel für sämtliche Lamellibranchier.

Diese Beobachtungen wurden mir beim Studium der Mitteldarmdrüse von *Anodonta* vollkommen bestätigt. Nie wurde etwas gefunden, was sich als Kalkzellen hätte deuten lassen. Es soll indessen nicht verschwiegen werden, daß sich in wenigen Fällen im zerzupften Lebergewebe von *Unio* Gebilde fanden, die eine konzentrische oder exzentrische Schichtung aufwiesen und mit pflanzlichen Stärkekörnchen größte Ähnlichkeit besaßen. Die Reaktionen auf Stärke fielen indessen negativ aus, während sich die Körner in Salzsäure bis auf eine schwächer lichtbrechende Grundsubstanz auflösten. Möglicherweise haben wir es hier also mit Kalkkörnern zu tun. Indessen ließ sich trotz größter Bemühungen in Zupfpräparaten der Leber von *Anodonta* nie etwas derartiges feststellen. Es ist daher den Befunden, zumal sie auch bei *Unio* nicht häufig zu machen waren, keine weitere Bedeutung beizumessen. Ob es sich in den fraglichen Fällen wirklich um Kalkkörner gehandelt hat, müßte Gegenstand einer besonderen Untersuchung sein.

3. Die Lebergänge.

Bei der Mündung in die Lebergänge geht das Epithel der Drüsenröhrchen kontinuierlich in das der Lebergänge über. Zu betonen ist indessen, daß die Zellen der Lebergänge an der specifischen Secretion der Fermentzellen keinen Anteil nehmen. Vielmehr gleicht das Epithel bis in die feinsten Verästelungen der Lebergänge hinein durchaus dem Darmepithel, weshalb eine Besprechung der früher schon ausführlich behandelten Einzelheiten hier unterbleiben kann. Der Anschluß eines Lebertubus an einen Lebergang ist in Fig. 60 zur Darstellung gebracht. Der Schnitt ist (vgl. mit Fig. 61) so geführt, daß der Tubus möglichst

längs, der Lebergang infolgedessen etwas schräg geschnitten ist. Innerhalb des Leberganges (*leg*) erkennt man hier die gleichförmigen hohen Epithelzellen, die wie erwähnt, aus Flimmerzellen bestehen und nach dem Tubus (*tu*) hin allmählich in die Fermentzellen übergehen. Der Tubus selbst ist, entsprechend der Dreiteilung des Querschnittes (vgl. mit Fig. 62)derart längsgeschnitten, daß die rechte Seite im wesentlichen die Fermentzellen mit den Fermentklumpen zeigt, die linke hingegen aus den kleineren, dunkler tingierten Cryptenzellen besteht. Zu betonen ist hier, daß auf der Übergangszone von Lebertubus und Lebergang sich eine scharfe Grenze zwischen den Fermentzellen und den flimmernden Lebergangzellen nicht feststellen läßt. Ist auch im allgemeinen die Bewimperung der Zellen infolge der Einflüsse der Konservierungsflüssigkeit schwer festzustellen, so lassen sich doch die Basalkörperchen stets, die Wimpern unter günstigen Umständen beobachten. Es handelt sich also um Wimperzellen mit sehr schwach entwickelten parallel verlaufenden Faserwurzeln, die daher ohne Besonderheiten in die Zellen des Magens übergehen.

Ganz entsprechend wie auf der concaven Seite des Darmkanals im Enddarm lassen sich in den Lebergängen, wenn auch nicht sehr häufig, Secretionserscheinungen feststellen, die mit den früher diskutierten vollkommen übereinstimmen (d. h. unter Verlust des Wimperapparates und Auftreten hellerer Färbung im oberen Teil stoßen die Zellen große Secrettropfen aus, wie es früher in dem Kapitel über die Secretion für die concave Seite des Enddarms eingehender ausgeführt wurde).

Ebenso stimmen die Bilder, die bei reichlicher Aufspeicherung von Fett entstehen, mit den früheren Befunden an den Darmepithelzellen durchaus überein. Auch hier bleibt die dem intracellulären Faserapparat entsprechende Zone frei von geschwärzten Tröpfchen.

Zu erwähnen wäre noch, daß das Epithel der Lebergänge häufig Zottenbildung von der Art zeigt, wie wir sie früher aus dem Dünndarm kennen gelernt haben.

4. Das Bindegewebe.

Die Gesamtheit der Lebergänge mit den ihren letzten Verzweigungen ansitzenden Tuben ist eingebettet, ganz analog wie der Darmkanal, in ein großmaschiges lacunäres Gewebe, das die Stelle des capillaren Blutgefäßsystems vertritt. In seiner Form gleicht es durchaus dem lacunären Gewebe des Fußes. Injektionen des Blutgefäßsystems lassen nach den Untersuchungen von Herrn Schwanecke aus dem

hiesigen Institut erkennen, daß die Lebermassen von außerordentlich zahlreichen Blutgefäßen durchzogen werden, die ein beinahe ebenso weit verzweigtes Netz bilden, wie die Lebergänge mit den Tuben. Es wurde ferner schon erwähnt, daß sich auf den Maschen des Bindegewebes häufig Leucocyten mit klumpigen Einschlüssen finden, die gelegentlich der Besprechung der Nahrungsaufnahme als Leucocyten gedeutet wurden, die in das Darmepithel eingewandert sind, sich dort mit den Nahrungsballen beladen haben und unter allmählicher Verdauung ihres Inhaltes durch die Blutbahnen bis hierher gelangt sind (vgl. oben S. 488).

Gegen das Bindegewebe hin zeigen die Tuben keine andre Begrenzung als eine mehr oder weniger dünne Basalmembran. Irgendwelche dichtere Anordnung des Bindegewebes in nächster Nachbarschaft der Tuben läßt sich nicht feststellen. Nur in der nächsten Umgebung der Lebergänge läßt sich eine Verdichtung des sonst lacunären Gewebes beobachten und sind einige schwächere ringförmig angeordnete Muskelzüge zu verfolgen.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und das ihr entgegengebrachte Interesse sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Korschelt, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

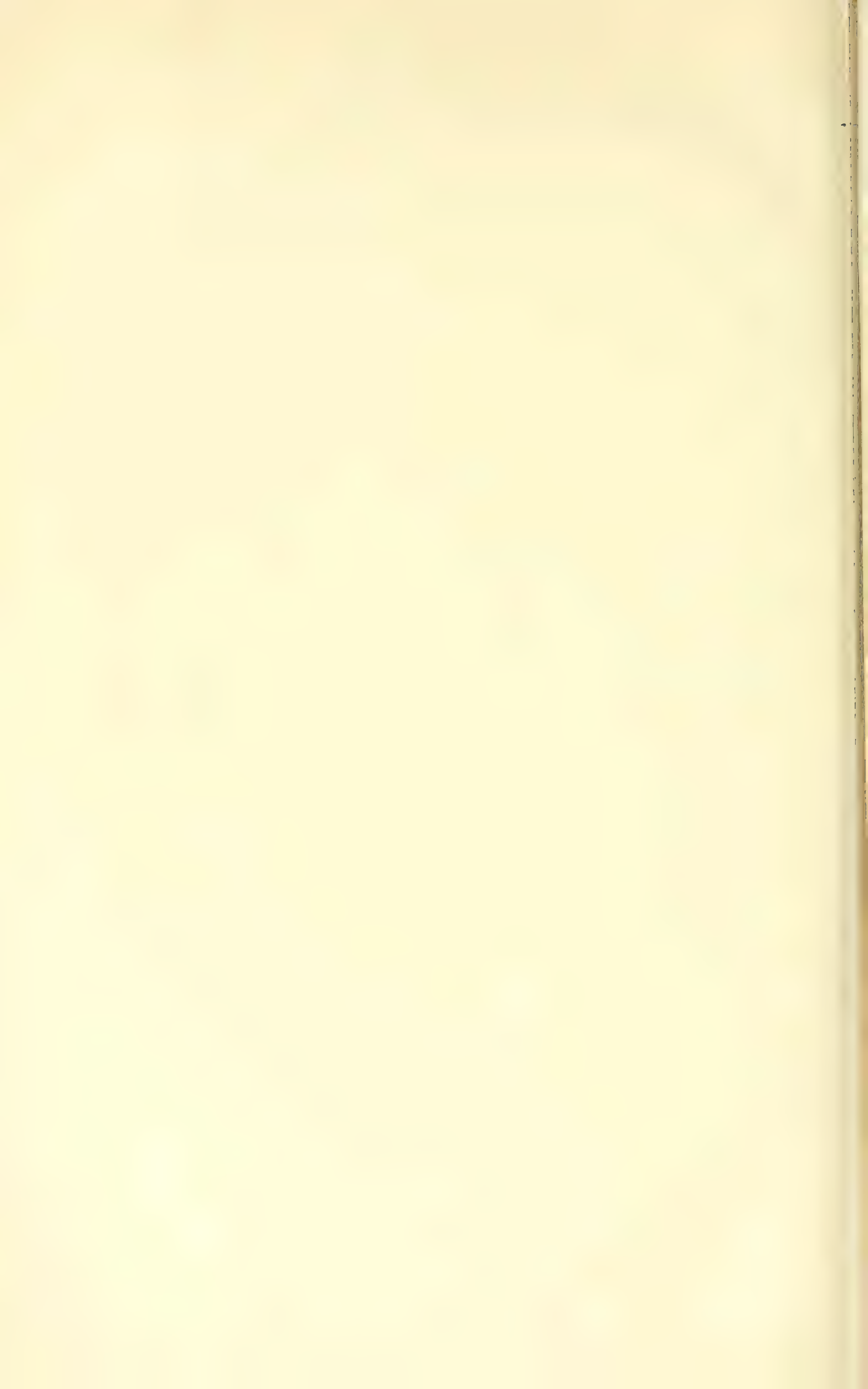
Marburg, im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1. Stephan Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. S. 697 ff.
2. Th. Barrois, Le stylet cristallin des Lamellibranches. Revue biolog. du Nord de la France, Lille. T. II. 1889/90. p. 209.
3. W. Biedermann, Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Handbuch d. vergl. Physiologie, hrsg. von H. Winterstein. Bd. II. Jena 1910 u. 1911. S. 929—1040.
4. Louis Brasil, Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides. Arch. de Zool. expér. 4. Série. T. II. 1904. p. 168—172.
5. C. de Bruyne, De la phagocytose observée, sur le vivant, dans les branchies des Mollusques lamellibranches. Compt. rend. T. CXVI. 1893. p. 65.
6. David Carrazzi, Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1897. S. 381—431.
7. Hubert Ehrhard, Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforschung. Bd. IV. 1910. 2. u. 3. Heft. S. 309—442.

8. JOH. FRENZEL, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. I. Teil: Allgemeine Morphologie u. Physiologie des Drüsenepithels. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. XLVIII. 1886. II. Teil: Spezielle Morphologie des Drüsenepithels. ibid. Bd. LX. 1893.
9. A. GURWITSCH, Morphologie u. Biologie der Zelle. Jena 1904.
10. GUTHEIL, Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
11. J. HAZAY, Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biol. Teil. Malakol. Blätter von L. PFEIFFER, Cassel, N. F. Bd. IV. 1881.
12. — Die Molluskenfauna von Budapest, mit besonderer Berücksichtigung auf die embryonalen und biologischen Verhältnisse. II. Biol. Teil. Cassel. 1881. S. 159.
13. FR. HENSCHEN, Zur Kenntnis der blasenförmigen Secretion. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. XXVI. 1904.
14. KOLACEV, Über den Bau des Flimmerapparates. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 2. Heft. 1910. S. 349—372.
15. A. LANG, Lehrbuch der vergl. Anatomie d. wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Jena 1910. S. 299 ff.
16. CARL LANGER, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschr. Kgl. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. VIII u. XII. 1855 u. 1856.
17. LENHOSSEK, Über Flimmerzellen. Anatom. Anzeiger. Bd. XIV. 1898.
18. THEODOR LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel, aus Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 27. Monogr. Berlin 1902.
19. MAILLARD u. VLÈS, Présence, dans le stylet cristallin de Cardium edule, d'une substance réduisant la liqueur de Fehling. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXII. p. 316.
20. S. B. MITRA, The cristalline style of Lamellibranchia. Quat. Journ. Mikrosk. Sc. Vol. XLIV. p. 591—602.
21. PETER, Centrum für die Flimmer- u. Geißelbewegung. Anatom. Anzeiger. Bd. XV. 1899. S. 271—283.
22. RAY LANKESTER, A Treatise on Zoology. Part V. p. 218—228.
23. VAN RYNBERK, Sul significato funzionale dello »Stilo Cristallino« dei Molluschi. Bollet. della R. Accad. Med. di Roma. 1908.
24. CARL C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902. S. 546—548.
25. CARL VOGT und EMIL YUNG, Lehrbuch der vergl. Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1880. S. 745—749.
26. HANS WALLENGREN, Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. V. 1905. S. 351—414.





Innervation des Herzens im Lichte der neuesten Forschungen.

Von

Sergius Michailow.

(Aus der psychiatrischen und Nervenklinik der Kaiserl. Militär-Medizinischen Akademie zu St. Petersburg. Vorst. Akademiker Prof. Dr. W. v. Bechterew.)

Mit 8 Figuren im Text und Tafel XVII—XXI.

Vorwort.

Die Frage über die Innervation des Herzens stellt eines der sehr alten wissenschaftlichen Probleme dar, an dessen Lösung im Laufe der Jahrhunderte nicht wenig Forscher gearbeitet haben. Diese Frage hat ein großes Interesse in Anbetracht der bedeutenden Wichtigkeit, die der Tätigkeit des Herzens zukommt. Das Herz erscheint als idealer und sensibelster lebendiger Regulator, der die inneren Lebensbedingungen des Organismus in solch einem Zustande erhält, der einzig nötig und genügend ist zum richtigen Funktionieren, zum richtigen normalen Leben. Es ist schon lange eingesehen worden, daß im Grunde dieser feinsten regulären Fähigkeit des Herzens ein komplizierter Nervenmechanismus liegen muß, daß dieser Teil der Fähigkeit des Herzens verbunden ist mit der Fähigkeit sowohl der wichtigsten Abschnitte des centralen Nervensystems (der Rinde der Großhirnhemisphäre der subcorticalen Centren, der Medulla oblongata und des Rückenmark als auch einiger cerebrospinalen (z. B. Gangl. jugulare Nervi vagi) und sympathischer Ganglien. Die Frage über die nervösen Elemente, die in die Herzwand selbst verlegt sind, blieb allein noch bis jetzt zu ungenügend aufgeklärt, obgleich ihre Bearbeitung sich über eine Zeitperiode von mehr als ein Jahrhundert hinzieht. Zugleich waren folglich auch diejenigen nervösen Endapparate unbekannt, die die uns unbekannten lokalen Reize im Herzen empfangen und sie den zahlreichen Leitungsbahnen übergeben, mittelst welcher diese Reize die oben genannten Centra erreichen, gleichfalls kannte man in aller Genauigkeit auch diejenigen nervösen Endapparate nicht, welche dem Herzen Impulse übergeben, welche aus den angeführten Centra

ausgehen. Bis zur letzten Zeit war im Grunde genommen, nur die Tatsache bekannt, daß es im Herzen eigne sympathische Ganglien gibt; ihr feinster und komplizierter Bau aber blieb bis jetzt noch vollständig unerforscht. Vervollkommnungen in der Technik der Methodik morphologischer Erforschungen des Nervensystems gaben die Möglichkeit in der letzten Zeit eine große Anzahl neuer Tatsachen zu erlangen, dank denen die eben kurz aufgezählten Lücken, welche die scheinbare Einfachheit des Baues des Herznervensystems und die vorausgesetzte Kompliziertheit seiner Funktionen äußerst unentsprechend machten, verschwanden. Im Zusammenhang damit steht auch vielleicht die bedeutende Erhöhung des Interesses in der letzten Zeit unter den Forschern für die Frage über die Innervation des Herzens, wie es auch in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts dank den ersten Entdeckungen der Anwesenheit von eignen Nervenknoten in der Herzwand selbst der Fall war. Dieser Aufschwung von Interesse äußerte sich in den letzten Jahren durch das Erscheinen zweier umfangreicher Monographien über die Nerven des Herzens von Cyon und Mollard.

Allein die Arbeit von Cyon (73) enthält eine volle und ausführliche Auslegung der Frage hauptsächlich von der physiologischen Seite, d. h. eben in der Richtung, in welcher der Autor selbst viel gearbeitet hat. Der anatomische Teil seiner Monographie ist gering, wobei er sich auch nach dem Inhalt außerordentlich ungenügend erweist, da Cyon in demselben nur Angaben alter Autoren anführt, die zurzeit nicht von großer Bedeutung sind.

Die Monographie von Mollard (74), im Gegenteil enthält die Auslegung der Frage über die Nerven des Herzens hauptsächlich vom morphologischen Gesichtspunkte. Allein, in Anbetracht dessen, daß dieser Autor selbst in der angegebenen Richtung nicht gearbeitet hat, wird die betreffende Frage durch seine Arbeit nicht erschöpft.

Inhalt.

I. Technische Angaben.

Es ist eine allbekannte Wahrheit, daß außer von einer gewissen besonderen wissenschaftlichen Fertigkeit und einem bestimmten Vorrat an Kenntnissen die Quantität und Qualität der bei einer wissenschaftlichen Arbeit erzielten Resultate in bedeutendem Grade von der angewandten Methodik und von dem, inwieweit die Anwendung eben dieser Methodik in jedem gegebenen Falle zweckmäßig ist, abhängt. Deshalb wird auf jedem Gebiet der experimentellen Wissenschaft sofort nach dem Erscheinen neuer Untersuchungsmethoden oder der gelungenen Modifikation schon vorher existierender ein schnelles Aufblühen bemerkbar. Wir finden einen solchen Fortschritt in unsern Kenntnissen vom Bau des Nervensystems in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts sofort nach dem Erscheinen der von Golgi und Ehrlich vorgeschlagenen neuen Bearbeitungsmethoden des Nervengewebes. Die Methode von Golgi war auf der Imprägnation des Gewebes mit Silbersalzen begründet und lieferte die besten Resultate beim Studium des Baues des centralen Nervensystems, während sie sich zum Studium des Baues des peripheren und sympathischen Nervensystems als weniger tauglich erwies. Die Ehrlichsche Methode der Färbung der nervösen Elemente mit Methylenblau erwies gerade die entgegengesetzten Dienste.

Bis zurzeit wurde sie nur wenig zur Färbung von Elementen des centralen Nervensystems angewandt, obgleich es mir scheint, daß sie mit der Zeit auch hier ebenso reiche Resultate liefern wird, wie beim Studium des Baues des peripheren und sympathischen Nervensystems. Beim Studium der Innervation des Herzens und andrer Körperorgane und auch beim Studium des Baues sympathischer Ganglien habe ich stets diese Färbungsmethode benutzt und besitze deshalb in dieser Beziehung eine langjährige Erfahrung. Ich benutze stets diejenige Modifikation der Ehrlichschen Methode, die ich (65) vorgeschlagen habe und die ich jetzt genauer beschreiben möchte.

Im Jahre 1886 veröffentlichte Ehrlich eine Arbeit (75) »Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz«, in welcher er mitteilte, daß bei Einführung ins Blut eines lebenden Tieres von mit physiologischer Kochsalzlösung bereiteter Methylenblaulösung nach einiger Zeit eine Blaufärbung hauptsächlich der Nervenzellen und der Nervenfasern mit ihren Endigungen entsteht. Er injizierte eine $^1/_3$%ige Methylenblaulösung in die Blutgefäße oder das Herz, schnitt dann nach Verlauf einiger Zeit dem lebenden oder eben getöteten Tiere Stückchen aus verschiedenen Organen und Geweben aus und stellte unter dem Mikroskop eine deutliche Färbung ihrer nervösen Elemente fest. Dabei bemerkte Ehrlich, daß nachdem das Gewebsstückchen einige Zeit auf dem Objektträger gelegen hatte und fest mit dem Deckgläschen zugedeckt gewesen war, die Blaufärbung der Nerven verschwand und von neuem auftrat, sowie das Deckgläschen abgenommen wurde. Ehrlich zog hieraus den Schluß, daß für die von ihm entdeckte Blaufärbung der Nerven die Anwesenheit von Luft und zwar, wahrscheinlich, deren Sauerstoff notwendig ist. Außerdem bemerkte er, daß bei Einführung von Methylenblau ins Blut eines lebenden Tieres sich immerhin nicht alle Nerven färbten und meinte, daß sich nur diejenigen Nerven mit Methylenblau färben, die mit Sauerstoff gesättigt sind und unter der Bedingung einer alkalischen Reaktion der Umgebung. Ehrlich schrieb das Färbevermögen des Methylenblaus gegenüber den Nerven, demjenigen Schwefelatom zu, das in seiner chemischen Zusammensetzung enthalten ist:

$$N \begin{matrix} C_6H_3 \searrow \\ C_6H_3 \nearrow \end{matrix} S \begin{matrix} \nearrow N(CH_3)_2 \\ \searrow N(CH_3)_2 \\ Cl \end{matrix}$$

Dem Verständnis der Umwandlungen des Methylenblaus, welches sich auf dem Nervengewebe verbunden hat, ist mehr als Ehrlich sein

Schüler ARONSON (3) nahe getreten. Er wies darauf hin, daß das Methylenblau bei Einwirkung von Reduktionsmitteln verschiedener Art auf dasselbe zwei Wasserstoffatome fixiert und sich in farbloses Leucomethylenblau verwandelt. Dieses reduzierte Methylenblau geht bei Zutritt von sauerstoffhaltiger Luft wieder in eine oxydierte blau gefärbte Verbindung über. ARONSON war der Meinung, daß im Leben die Nerven so voll mit Sauerstoff gesättigt sind, daß sie nicht imstande sind, das sich mit ihnen vereinigende Methylenblau zu reduzieren, und sich deshalb blau färben. Nach dem Tode aber, wenn der Sauerstoff aus dem Gewebe der Nerven verschwindet, entfärben sie sich., denn dann tritt Reduktion des Methylenblaus, d. h. sein Übergang in Leucomethylenblau ein. Der Zutritt von Sauerstoff der Luft bewirkt die entgegengesetzte Umwandlung. ARONSON fand, daß die Gewebe warmblütiger Tiere stärker als die Gewebe kaltblütiger das Methylenblau reduzieren und daß die Tiere die Einführung verschiedener Mengen von Methylenblau ins Blut je nach ihrem Körpergewicht vertragen; so vertrugen Kaninchen bei ARONSON gut die Einführung von 40 bis 90 ccm einer $^1/_4$%igen Methylenblaulösung ins Blut.

Auf den Vorschlag von ARNSTEIN hin unternahm SMIRNOW (2) in dessen Laboratorium in Kazan eine Reihe von Nachprüfungen der intravitalen Färbung der Nerven mit Methylenblau nach der EHRLICHschen Methode, wobei er in dieser Richtung ausschließlich den Frosch untersuchte. SMIRNOW führte in die Vena cutanea magna des letzteren 1 ccm einer gesättigten mit physiologischer Kochsalzlösung bereiteten Methylenblaulösung ein und konnte nach Verlauf von 1—2 Stunden in der Tat feststellen, daß die Nervenzellen und Nervenfasern mit ihren Endigungen sich intensiv blau färben. Dabei bemerkte SMIRNOW, daß die Färbung erst eintrat, nachdem das Gewebe einige Zeit an der Luft gelegen hatte. Im selben ARNSTEINschen Laboratorium wurde von ihm selbst zusammen mit DOGIEL (2) diese neue EHRLICHsche Methode bei Säugetieren und Vögeln angewandt. Diesen Autoren gelang es jedoch nicht dieselben Resultate hinsichtlich des Methylenblau, welches vom Tiere bei Einführung ins Blut mehr oder weniger ungestraft vertragen wird, zu denen früher ARONSON gelangt ist, zu erhalten. Sie bemerkten, daß, wenn man einem Kaninchen in die Vena cruralis im Verlauf von 10 Minuten vier PRAVAZsche Spritzen einer gesättigten Methylenblaulösung einführt, das Tier nach Injektion der vierten Spritze umkommt, wobei die Untersuchung verschiedener Organe solcher Tiere eine nur unvollkommene Färbung der Nerven in ihnen nachweist.

Dieses Mißlingen veranlaßte Arnstein und Dogiel nach Modifikationen der Ehrlichschen Methode zu suchen, und sie bemerkten alsbald, daß, wenn man gleich nach dem Tode des Tieres (Kaninchen, Ratte, Taube) seine Blutgefäße mit einer mit physiologischer Kochsalzlösung gesättigten Methylenblaulösung injiziert, wie das mit gefärbten Gelatinemassen zum Studium der Blutgefäßinjektionen der Organe geübt wird, auch die Nerven sich mit Methylenblau färben. Sie beobachteten, daß die sofort nach der Injektion von Methylenblau sich blau färbenden Gewebe später sich wieder schnell entfärbten und man in ihnen keine gefärbten Nerven unterscheiden konnte, daß letztere sich aber allmählich aufs Neue zu färben begannen, sowie sie in Berührung mit Luft kamen. Ferner zeigten diese Autoren, daß die Färbung nervöser Elemente mit Methylenblau auch dann eintritt, wenn man dem eben getöteten Tiere Stückchen verschiedener Organe entnimmt und sie auf dem Objektträger färbt. Auf solche Weise gelang es Arnstein zuerst (2) die Nerven der Iris und Hornhaut zu färben, während Dogiel nach dieser Methode die Nervenelemente der Netzhaut von Reptilien, Fischen, Vögeln und Säugetieren färbte (2).

Noch später begann man zwecks Nervenfärbung Methylenblaulösungen unter die Haut, in das ein Organ umgebende Bindegewebe oder in das Organstroma selbst zu injizieren [Joseph (76), Buchalow (77), Künh (78), Korolkow (79), S. Meyer (89)].

Retzius (46) versuchte mit Methylenblau die Nerven und Nervenzellen von Crustaceen und vielen andern Wirbellosen und Wirbeltieren zu färben, indem er Lösungen des genannten Farbstoffes in die Körperhöhle einführte. Auf dieselbe Weise gelang es auch Nusbaum und Schreiber (81) eine Färbung der Nerven bei Crustaceen zu erzielen.

Ferner wies Mayer (82) darauf hin, daß man zur Färbung von Nerven in Hohlorganen, wie die Lungen, Harnblase, Darm usw. die Methylenblaulösung unmittelbar in diese Organe einführen kann. Vor einigen Jahren ist diese Methode auch von Lendorff (83) bei der Untersuchung der Nerven der Harnblase von Säugetieren angewandt worden (s. meine Arbeit über die gleiche Frage). Außer diesen Modifikationen der ursprünglichen Ehrlichschen Methode wurden in den letzten Jahren noch zwei neue vorgeschlagen. Apáthy (84), Bethe (85) Freidenfeld (86) erzielten eine Färbung der Nervenelemente bei wirbellosen Tieren, wenn sie die letzteren in mit Methylenblau tingiertem Meerwasser leben ließen. Retzius (46) färbte die Nerven des *Amphioxus lanc.*, der bei ihm in mit Meerwasser gefüllten Schalen lebte; das Wasser wurde anfangs leicht mit Methylenblau gefärbt, und nach einiger

Zeit setzte RETZIUS Farbe bis zur Erhaltung einer dunkelblauen Färbung hinzu. Nach derselben Methode färbt NIEMAK (87) sowohl die Maculae und Cristae acusticae von Amphibien und Säugetieren, als die Netzhaut, Hornhaut usw. Er tauchte einfach diese Organe für ungefähr $^{3}/_{4}$ Stunden in eine schwache mit physiologischer Kochsalzlösung bereitete Methylenblaulösung.

Endlich wandte RAMON Y CAJAL (42) Methylenblau per se zur Färbung von Elementen des centralen Nervensystems an. Er legte das Hirn bloß und machte an ihm Einschnitte die parallel zueinander in Abständen von 2—3 mm verliefen. Darauf bestreute er diese Einschnitte mit Methylenblaupulver oder bestrich sie mitunter mit einer gesättigten Methylenblaulösung.

Zur Färbung der Nerven bei Säugetieren kann man, natürlich jede der genannten Methoden anwenden, die dabei erzielten Resultate sind jedoch äußerst verschieden.

Die Benutzung von Methylenblau in substantia, wie das RAMON Y CAJAL tat, gibt eine sehr ungleichmäßige Färbung. Die Gewebe erscheinen dabei an manchen Stellen diffus mit einer gesättigten dunkelblauen Farbe gefärbt, und an solchen Stellen etwas unter dem Mikroskop zu unterscheiden ist, sehr schwer und wertlos, da man an diesen Stellen nicht nur keine feineren Details der Struktur erkennen kann, sondern das mikroskopische Bild überhaupt hier der Klarheit und Deutlichkeit entbehrt. Andre Stellen erscheinen im Gegenteil vollständig ungefärbt und bloß an Gewebsgebieten, die den Übergang zwischen diesen beiden Stellen bilden, gelingt es mitunter eine mehr oder weniger gute Färbung der Nervenelemente zu erzielen. Als eine ebenso mißlungene muß auch die Methode der Injektion von Methylenblaulösung in das ein Organ umgebende Bindegewebe oder in das Stroma selbst des Organs betrachtet werden. Wenn man hierbei konzentrierte Farbelösungen benutzt, so bekommt man eine ebensolche herdförmige Färbung, wie im vorhergehenden Falle; benutzt man aber schwächere Lösungen, dann färbt sich überhaupt nur eine unbedeutende Zahl von Nerven.

Das Eintauchen der Gewebe in die Methylenblaulösung darf auch nicht empfohlen werden, da bei dieser Methode (ich spreche nur von der Färbung der Nerven bei Wirbeltieren und hauptsächlich Säugetieren) das Methylenblau, abgesehen davon, daß es die Elemente überhaupt aller Gewebe färbt, aufhört in dieser Beziehung dem Nervengewebe den Vorzug abzugeben und besonders gut und deutlich die elastischen Fasern färbt, wo solche vorhanden sind. Die Nerven,

schon ganz abgesehen von den Endapparaten und vollständigen Bildern der Verzweigungen und Endigungen der Nervenzellfortsätze, bleiben bei dieser Methode fast vollständig ungefärbt.

Die Einführung von Methylenblaulösungen unter die Haut gibt bei Säugetieren keine guten Resultate, während es beim Frosche z. B. gelingt, nach dieser Methode eine prächtige Färbung der Nerven und ihrer Endigungen in der Haut und den Muskeln zu erzielen. Diese Methode muß meiner Ansicht nach auf eine Injektion der Lymphgefäße und Lymphräume mit Methylenblau zurückgeführt werden, und deshalb ist es auch verständlich, daß wir beim Frosche, bei dem sich unter der Haut umfangreiche Lymphsäcke finden, gute Resultate erhalten, während wir bei den höheren Wirbeltieren solche nicht bekommen. Die Methode der Einführung von Methylenblaulösungen (zwecks Färbung der Nervenelemente) in die Körperhöhlen hat mit dem Eintauchen der Gewebe in die genannten Farblösungen viel Gemeinsames. Allein die Organe, deren Nerven nach dieser Methode gefärbt werden sollen, werden nicht isoliert, sondern in ihrer normalen Lage belassen, infolgedessen bei dieser Methode Bedingungen vorhanden sind, die die Färbung der Nervenelemente begünstigen. Das kann man deshalb meinen, da, wenn wir nach dieser Methode auch schlechtere Resultate als bei Anwendung mancher andrer Färbungsmethoden erhalten, sie dennoch in allgemeinen eine bessere Nervenfärbung gibt als das Eintauchen der Gewebe in die Farblösung. Es gelang mir z. B. nach dieser Methode eine recht gute Färbung der Nerven des Herzens zu erhalten, wobei ich auf folgende Weise verfuhr: dem getöteten Tiere injizierte ich durch die Thoraxwand eine $^1/_6$—$^1/_8$ bis $^1/_{12}$—$^1/_{16}$%ige Methylenblaulösung in den Pericardialraum. Es wurde soviel Farbstoff eingeführt, wie nur in dem genannten Raume Platz fand, wobei die Lösung natürlich bis auf 38—39° C erwärmt worden war. Nach 1—1,5—2 Stunden wurde der Brustkasten eröffnet, das Herz bloßgelegt und für 10—15—20 Minuten in Berührung mit der Luft gelassen. Hierbei konnte man bemerken, daß das anfangs ungefärbte Herzgewebe allmählich eine immer intensivere Blaufärbung annahm und an der Herzoberfläche konnte man sogar mit dem unbewaffneten Auge die gröberen, gesättigt blau gefärbten Nervenstämmchen sehen. Immerhin scheint mir diese Methode wenig brauchbar zu sein zur Erzielung vollständiger mikroskopischer Bilder, die man nach der weiter unten von mir angegebenen Methode erhalten kann.

Die Injektion von Methylenblaulösungen in die Blutgefäße des getöteten Tieres, wie sie von Arnstein und A. Dogiel vorgeschlagen

wurde, erweist sich auch nicht als tadellose Methode. Schon abgesehen davon, daß diese Methode, viele Präventivvorbereitungen fordert (es ist notwendig, zuerst das Blutgefäßsystem des Tieres sorgfältig durchzuspülen, um es von Blut zu befreien) muß bemerkt werden, daß bei Anwendung dieser Methode sehr oft eine intensive Färbung der bindegewebigen und andrer Elemente zustande kommt, was die Untersuchung der höchst komplizierten und verwickelten Wechselbeziehungen der nervösen Elemente zueinander und zu den umgebenden Geweben sehr schwierig und mitunter sogar ganz unmöglich macht. Dabei entstehen mitunter prächtige mikroskopische Bilder der injizierten Blutgefäßcapillaren, die in bezug auf Klarheit hinter den gewöhnlichen histologischen Injektionen mit gefärbten Gelatinemassen nicht zurückbleiben.

In den verschiedensten Organen färbe ich stets die Nervenelemente so, wie ich das hier gleich für die Herznerven beschreiben will.

Ich untersuchte die Herznerven zahlreicher verschiedener Säugetiere: Affe, Hund, Katze, Pferd, Schwein, Kaninchen, Ratte und Maus von verschiedenem Alter (aber bloß erwachsener) und Geschlecht. Die Tiere, die sich vor dem Experiment im Laboratorium befanden, wurden entweder durch Chloroform, oder durch Zerstörung der Centren des verlängerten Markes, oder aber, und das am häufigsten, mittels Entblutung durch eine in die Carotis eingeführte Kanüle getötet. Das Herz des Pferdes und andrer Säugetiere, die nicht im Laboratorium gehalten wurden, wurde stets vom Petersburger Schlachthause bezogen und folglich, war die Art der Tötung des Tieres stets die gleiche, von Spezialisten vorgenommene. Das isolierte Herz wurde ins Laboratorium 1,5—2 Stunden nach dem Tode des Tieres gebracht, wobei ich bemerken möchte, daß es in der Mehrzahl der Fälle noch warm war.

Was diejenigen Tiere anbetrifft, die im Laboratorium getötet wurden, so wurden sie ebenfalls während 1,5—2 Stunden nach dem Tode unseziert gelassen, weil ich an einem sehr großen Material und während mehrjähriger Arbeit mit Methylenblau bemerkt habe, daß, wenn man die Nerven in gleich nach dem Tode dem Tiere entnommenen Organen färbt, man schlechtere Bilder erhält als bei Erfüllung der angegebenen Bedingung.

Ich lasse folglich in allen Fällen das isolierte Organ, in dem die Nerven gefärbt werden sollen, 1,5—2 Stunden nach dem Tode des Tieres unverändert und verfahre weiter mit ihm auf folgende Weise: ich tauche es (wenn es ein Hohlorgan ist, wie z. B. das Herz, nach vorheriger

Eröffnung) in bis zur Körpertemperatur erwärmte Ringer-Lockesche Lösung und spüle es sorgfältig in ihr ab. Die Flüssigkeit wird so lange gewechselt, bis sie nach Abspülung des Organs in ihr ganz klar bleibt. Wenn das Herz also vollständig rein ist, werden aus ihm mit einem scharfen Rasiermesser Schnitte angefertigt. Zur Färbung der Herznerven z. B. wurden verschiedene Teile des rechten und linken Vorhofes, der Herzohren, des rechten und linken Ventrikels von ihrer Basis bis zur Spitze in der Größe von 10 + 5—60 + 50 mm genommen, wobei diese Stücke in Scheiben von geringer Dicke sowohl von der Seite des visceralen Blattes des Pericardiums als von der Seite des Endocards abgeschnitten wurden. Wenn aber das Gewebe, in dem die Nerven gefärbt werden sollen, maschenförmig ist, wie z. B. der Herzbeutel usw., dann ist die Anfertigung irgendwelcher Schnitte überflüssig.

Die so erhaltenen Gewebsscheiben bleiben während der ganzen Zeit ihrer Anfertigung in erwärmter Ringer-Lockescher Lösung, aus der sie weiter zur Färbung in Kochsche Glasschalen übertragen werden. Der Boden dieser letzteren wird zuerst mit einigen Schichten Filtrierpapier bedeckt, welches dabei mit erwärmter Ringer-Lockescher Lösung benetzt wird. Das ist in Anbetracht der drei folgenden Umstände notwendig:

1) der Boden muß mit Papier bedeckt werden, damit die Schnitte nicht herumgleiten und sich verschieben, sondern unbeweglich und gut ausgebreitet liegen.

2) dieses Papier muß benetzt werden, damit bei der nachfolgenden Bearbeitung, welche die ganze Zeit bei recht hoher Temperatur (38 bis 39° C) ausgeführt wird, dem Austrocknen der Schnitte an der Oberfläche durch Verdunstung vorgebeugt wird; der Schnitt befindet sich dann in einem infolge der Verdunstung der das Papier benetzenden Flüssigkeit mit Wasserdämpfen gesättigten Raume;

3) es muß Filtrierpapier benutzt werden, damit es den Überfluß an Farbe, welcher sonst der Färbung schadet, aufsaugt.

Diese Details müssen erfüllt werden, da wir das Wesen der Färbung von Nervenelementen mit Methylenblau nicht kennen und nur wissen, daß diese Färbung prächtig und zugleich sehr kapriziös ist: es ist z. B. zur Erzielung einer vollständigen und gleichmäßigen Färbung der Nerven auf dem ganzen, mitunter riesigen (s. oben) Schnitte notwendig, daß dieser Schnitt sorgfältig ausgebreitet ist, damit er gar keine Falten besitzt, weil die Anwesenheit eines kleinen Luftbläschens an irgendeiner Stelle unter dem Schnitte vollständig die ganze Färbung verändert.

Wenn die Schnitte so in den KOCHschen Schalen liegen, wird zur Färbung selbst übergegangen.

Es ist bekannt aus Arbeiten, die jetzt schon sehr zahlreich sind, daß die RINGER-LOCKEsche Lösung ihrer chemischen Zusammensetzung nach der Zusammensetzung des Säugetierblutserums nahestehend, ein Milieu darstellt, welches äußerst günstig auf tierisches Gewebe im Sinne einer Überlebung seiner Elemente wirkt [LOCKE (37), KULJABKO (33) u. a.]; außerdem ist es allen, die mit Methylenblau gearbeitet haben [s. z. B. A. DOGIEL (12)], was auch ich bestätigen kann, bekannt, daß eine der wichtigsten und entscheidenden Tatsachen, welche die Qualität und Quantität der bei der Färbung der Nervenelemente mit Methylenblau erhaltenen Resultate beeinflussen und sogar bedingen die Vitalität oder genauer, das Vitalitätsvermögen dieser zu färbenden Elemente ist. Ich habe es versucht, auf experimentellem Wege die Richtigkeit der Schlußfolgerung nachzuprüfen, die mit logischer Notwendigkeit aus den zwei vorhergehenden Angaben gezogen werden muß, d. h. ich habe es versucht, überall, wo die andern Autoren physiologische Kochsalzlösung benutzten, RINGER-LOCKEsche Flüssigkeit anzuwenden, in der Absicht, so die Vitalität der Gewebe zu erhalten. Weitere Beobachtungen beweisen die Richtigkeit dieser Schlußfolgerung.

Was die chemische Zusammensetzung der von mir benutzten RINGER-LOCKEschen Lösung anbetrifft, so habe ich in dieser Beziehung Lösungen von zwei verschiedenen Zusammensetzungen ausprobiert: erstens von einer Zusammensetzung, wie sie in einer Arbeit LOCKES für alle (37) Säugetiere angegeben ist:

Calium chloratum (KCl)	0,02
Natrium chloratum (NaCl)	0,90
Natrium bicarbonicum ($NaHCO_3$) .	0,02
Calcium chloratum ($CaCl_2$)	0,02
Saccharum uvicum ($C_6H_{12}O_6$) . .	0,10
Aqua destillata	100,00

und zweitens eine ihrer Zusammensetzung nach dem Pferdeblutserum und andern mehr nahestehende Lösung. Im letzteren Falle würden entsprechende Korrekturen an den in der Lösung enthaltenen Quantitäten des KCl, $CaCl_2$ und $NaHCO_3$, was aus den Arbeiten E. ABDERHALDENS (1) und KULJABKOS (33) folgt.

Mit einem derartigen Lösungsmittel bereite ich auf folgende Weise eine $^1/_2$%ige Methylenblaulösung: ich erwärme 200 ccm der genannten Lösung bis auf 60° C und erst dann löse ich in ihr 1 gr Methylenblau

rectif. nach EHRLICH (von Dr. GRÜBLER in Leipzig), indem ich es allmählich und in Abständen in die Lösung schütte. So erhalte ich eine Stammlösung, aus welcher dann nach der üblichen Berechnung schwächere Farbstofflösungen bereitet werden ($^1/_8$—$^1/_{12}$—$^1/_{15}$—$^1/_{24}$—$^1/_{32}$%). Diese letzteren Lösungen benutze ich ausschließlich zur Färbung der Nervenelemente. Die Färbung wird mit bis auf 37—39° C erwärmten Lösungen im Thermostaten bei der gleichen Temperatur vorgenommen. Die Farbe wird in eine Pipette aufgesogen, aus welcher dann die auf dem Boden der KOCHschen Schalen ausgebreiteten Schnitte von oben berieselt werden.

Die Zubereitung der Farbstofflösungen wird deshalb bei erhöhter Temperatur vorgenommen, weil bei niedrigerer Temperatur auch schwächere als $^1/_2$%ige Lösungen einen Niederschlag geben. Zur Färbung werden aus dem Grunde schwache Methylenblaulösungen benutzt, weil konzentriertere Lösungen oft eine diffuse Färbung aller derjenigen Gewebe, auf die sie eingewirkt haben, hervorrufen, ohne den Vorzug, diesem oder jenem von ihnen zu geben, während schwächere Lösungen nicht gleichzeitig und nicht gleich intensiv alle Gewebe färben, so daß dabei eine elektive Färbung bloß der Nervenelemente zustandekommt. Wer meine Präparate bei den Demonstrationen im Laboratorium, auf den Sitzungen der Versammlung russischer Ärzte in Petersburg usw. gesehen hat, kann bestätigen, daß es mir nach meiner Methode der Methylenblaufärbung gelingt, eine absolut elektive Färbung nur der Nervenelemente mit einem gesättigten Blau zu erzielen, während das umgebende Gewebe ungefärbt bleibt. Außerdem gestatten es schwache Lösungen, ohne eine Überfärbung der Gewebe zu erzeugen, die Prozedur des Übergießens der Schnitte mit der Farbstofflösung in gewissen Intervallen (15—20—30 Minuten) zu wiederholen, was einen doppelten Sinn hat: 1) ein solches wiederholtes Hinzufügen unbedeutender Farbstoffquantitäten gibt die Möglichkeit die Färbung der Nervenelemente fein und vorsichtig zu regulieren (was unter dem Mikroskop bei schwachen Vergrößerungen kontrolliert wird) und sie im gewünschten Moment zu beenden; 2) es bezweckt die wiederholte Berieselung der Schnitte mit einer Lösung, die ihr Leben unterhält und ihnen nicht erlaubt an der Oberfläche einzutrocknen.

Die RINGER-LOCKEsche Lösung spielt, meiner Ansicht nach, in meiner Methodik die Rolle, daß sie die absterbenden Nervenelemente auf derjenigen Stufe des chemischen Zerfalles, in demjenigen Zustande unterhält und festhält, in welchem sie sich aus einem unbekannten Grunde

besonders vollkommen mit Methylenblau färben. Auf eine solche Deutung der, hier vor sich gehenden, Prozesse weist, wie mir scheint, auch die schon oben angeführte Tatsache hin, daß die sowohl qualitativ als quantitativ besten Resultate bei der Färbung der Nervenelemente mit Methylenblau in dem Falle erhalten werden, wenn das zu färbende Gewebe einige Zeit nach dem Tode des Tieres (1,5—2 Stunden) entnommen wird. Dieser Umstand hat eine sehr wesentliche Bedeutung und erklärt sich, meiner Ansicht nach, wiederum dadurch, daß das Methylenblau besonders vollkommen Nervenelemente färbt, die sich in einem bestimmten Stadium des chemischen und molekularen Zerfalles, der vom Momente des Todes beginnt, befinden.

Allein schon RUSCH (48) hat gezeigt, daß das Säugetierherz, wenn man durch dessen Gefäße RINGERsche Lösung durchleitet, nach $^1/_2$ bis $^3/_4$ stündiger Arbeit stehen bleibt infolge Sauerstoffhungers und das Hauptverdienst F. LOCKEs bestand eben darin, daß er diesen Mangel der genannten Lösung beseitigte, indem er Sauerstoff durch sie durchleitete. In der Absicht, alle Bedingungen einer günstigen Einwirkung der RINGER-LOCKEschen Lösung zu erfüllen, verwirklichte ich, soweit es möglich war, solche Bedingungen, bei denen eine unmittelbare Berührung der Lösung mit reinem Sauerstoff zustande käme. Das wurde einfach dadurch erreicht, daß ich erstens durch die betreffende Methylenblaulösung, ehe sie zur Färbung benutzt wurde, während einiger Zeit Sauerstoff leitete, und zweitens die Färbung und alle mit ihr verbundenen Manipulationen in einem Sauerstoffmilieu ausgeführt wurden. Außerdem aber, noch weiter die Annäherung meiner Methodik an die Experimente der erwähnten Physiologen verfolgend, brachte ich es so weit, daß das isolierte Katzenherz während der Arbeit, d. h. während es sich mehr weniger regelmäßig kontrahierte, gleichzeitig gefärbt wurde. Zu diesem Zwecke leitete ich durch die Gefäße eines isolierten und zuerst mit der genannten bis auf 38—39° C erwärmten Kochsalzlösung sorgfältig durchgespülten Herzens direkt schon eine Lösung von Methylenblau in RINGER-LOCKEscher Flüssigkeit, was auf die folgende Weise erreicht wurde: eine schwache Lösung von Methylenblau in der genannten Flüssigkeit wurde durch eine Bürette geleitet; aus der Bombe wurde mittels eines bis auf den Grund der Bürette reichendes Röhrchen in dieselbe Sauerstoff hineingeleitet, der also ununterbrochen durch Farblösung drang, dieselbe sättigend. Aus der Bürette trat die Flüssigkeit in ein Schlangenrohr und darauf, mit einer Temperatur von 38—39° C in die Aorta, von wo sie unmittelbar in das Gefäßsystem der Herzwand selbst drang.

Was die Resultate, die mit dieser von mir eingeführten Modifikation der Methode erhalten wurden, anbetrifft, so kann man sich in der Beziehung, wie mir scheint, ganz bestimmt in dem Sinne aussprechen, daß bei Benutzung meiner Modifikation der EHRLICHschen Methode sich eine bedeutend größere Anzahl der zu dem zu färbenden Gewebe gehörenden Nervenelemente färbt, was seinerseits das Verständnis der Wechselbeziehungen sowohl einzelner nervöser Elemente, als der einzelnen Teile eines und desselben Neurons zueinander sehr erleichterte. Hinsichtlich der verschiedenen Zusammensetzung des Lösungsmittels und des Färbens in einem Sauerstoffmilieu will ich bemerken, daß ich gar keinen Unterschied, weder qualitativen noch quantitativen, in den bei Anwendung der verschiedenen oben genannten Zusammensetzungen der RINGER-LOCKEschen Lösung finden konnte; das Sauerstoffmilieu aber wirkte in der Richtung, daß die zur Färbung der Nervenelemente nötige Zeit sich bedeutend verkürzt. Was endlich die intravitale Färbung, d. h. denjenigen Fall, wo das arbeitende Herz mit Methylenblau gefärbt wird, anbetrifft, so muß, wie mir scheint, in dieser Beziehung gesagt werden: die intravitale Färbung besitzt höchst unliebsame und bedeutende Unbequemlichkeiten, die darin bestehen, daß gleichzeitig mit der Färbung der Nervenelemente eine nicht weniger intensive Färbung auch der andern Gewebselemente der Herzwand eintritt, was die Untersuchung sehr kompliziert und erschwert und dadurch auch sehr ungünstig auf die Qualität der erhaltenen Resultate wirkt.

Nachdem die gewünschte Färbung der Nervenelemente eingetreten ist, muß für die Fixation dieser Färbung gesorgt werden, weil sonst, worauf schon früher hingewiesen wurde, die blaue Färbung allmählich schwindet.

Bald nach Veröffentlichung der interessanten und wichtigen Beobachtungen EHRLICHS, die dieser ganzen Methode als Basis dienten, unternahmen ARNSTEIN und seine Schüler (SMIRNOW und A. DOGIEL) die Bearbeitung der Frage über die Fixation der Methylenblaufärbung. ARNSTEIN (2) wies als erster darauf hin, daß die gesättigte Lösung von Jod in einer 1%igen Jodkaliumlösung als Fixator für die mit Methylenblau gefärbten Nerven benutzt werden kann. Er brachte Stücke von Organen mit gefärbten Nerven für 6—12 Stunden in solch eine Lösung, worauf er sie in Wasser abspülte und in Glyzerin einschloß. Unter dem

Einfluß dieses Fixators verloren die Nervenelemente ihre hellblaue Färbung, erwarben aber statt dessen eine recht deutliche dunkelblaue Färbung. Mitunter spülte ARNSTEIN die Gefäße zuerst mit der genannten Jodlösung durch und schnitt erst darauf Stückchen von Organen aus und tauchte sie in die gleiche Lösung. Später benutzte ARNSTEIN als Fixator zur Färbung der Nerven mit Methylenblau auch noch die folgende Lösung:

Hydrarg. jodati	3 Teile
Kalii jodati	2 Teile
Aquae destill.	30 Teile.

PAL (89) machte den Vorschlag, die Färbung mit Methylenblau mittels einer 20%igen Lösung von Jodkalium in Glyzerin zu fixieren. Von diesen drei Methoden der Fixation muß gesagt werden, daß sie gar nicht benutzt werden sollten, weil, wenn sie auch für einige Zeit die Entfärbung hintanhalten, letztere später doch eintritt, und außerdem geben sie oft auch viel Niederschläge, was die schon ohnehin bei diesen Fixationsmethoden nicht besonders guten Präparate noch mehr verdirbt.

Ein glücklicherer Fund war die Beobachtung SMIRNOWS, daß das oft in der histologischen Technik benutzte Pikrokarmin von HOYER die Färbung der Nervenelemente mit Methylenblau fixiert. Er tauchte in diese Farbe mit Methylenblau gefärbte Gewebsstückchen und ließ sie in ihr für einige Stunden, worauf er sie in angesäuertem Glyzerin einschloß. Unter dem Einfluß des Pikrokarmins wandelte sich die blaue Färbung der Nerven in eine dunkelviolette um, und außerdem erhielten auch die umgebenden Gewebe eine ihnen entsprechende Färbung.

A. DOGIEL gab später an, daß der fixierende Bestandteil des Pikrokarmins die Pikrinsäure ist (2) und daß man auf diese Weise, statt des Pikrokarmins zu demselben Zwecke sowohl die erwähnte Säure als auch eine gesättigte Lösung von pikrinsaurem Ammonium benutzen kann. Diese letztere bildet mit dem Methylenblau einen dunkelblauen Niederschlag, die Nerven in ihr ihre ursprüngliche blaue Färbung in eine violette umwandeln. Dieser Niederschlag ist leicht in Wasser und Alkohol löslich, schwerer in Glyzerin und verändert sich fast gar nicht in einem Gemisch von Glyzerin und gesättigter wässeriger Lösung von pikrinsaurem Ammonium. A. DOGIEL (12) rät Gewebsstückchen mit gefärbten Nerven in einer gesättigten wässerigen Lösung von pikrinsaurem Ammonium 2—6—12—24 Stunden

zu lassen und sie darauf in einem Gemisch derselben Lösung mit Glyzerin zu gleichen Teilen einzuschließen. Außerdem rät er, die Stückchen nach der Fixation der Nervenfärbung in der genannten Lösung in das eben erwähnte Gemisch von Fixator und Glycerin zu gleichen Teilen überzutragen, hier für einige Tage zu lassen und sie dann in dem gleichen Gemisch zwecks mikroskopischer Untersuchung einzuschließen.

Die beiden letzten Methoden (Smirnows und A. Dogiels) sind sehr einfach und geben mitunter recht gute Resultate. Allein diese beiden Methoden besitzen auch große Nachteile. Nach der Smirnowschen Methode können in Pikrokarmin nur kleine Organstückchen fixiert werden, und zweitens färben sich bei Anwendung dieser Methode sehr intensiv auch andre nicht nervöse Elemente (besonders Bindegewebsfasern), was die Untersuchung der nervösen Gebilde erschwert. Die Fixation in einer gesättigten wässerigen Lösung von pikrinsaurem Ammonium nach A. Dogiel hat, wie auch der Autor selbst bemerkt (12), den großen Nachteil, daß die zu fixierenden Organe sich dabei in bedeutendem Grade auflockern, nicht gehärtet und folglich auch nicht in Schnitte zerlegt werden können; sie müssen nur in toto studiert werden. Zu dem allen muß noch hinzugefügt werden, daß auch das Einschließen der Präparate in Glyzerin bekanntlich eine sehr unvollkommene histologische Technik darstellt.

Zur Beseitigung der übermäßigen Auflockerung der in pikrinsaurem Ammonium fixierten Gewebe rät A. Dogiel (12), zu dieser Lösung noch Osmiumsäure hinzuzufügen mit der Berechnung, daß auf 100 ccm des Fixators 1—2 ccm der genannten Säurelösung kommen. Die Hinzufügung von Osmiumsäure ist in allen denjenigen Fällen nicht zulässig, wo das Gewebe viel Fettstoffe enthält, außerdem aber ist diese Hinzufügung überhaupt nicht als gelungen zu betrachten, weil kleine Quantitäten von Osmiumsäure das Ziel nicht erreichen, während große Mengen schlecht auf die Färbung selbst wirken und eine braune, schmutzige Färbung des Gewebes hervorrufen, was in bedeutendem Grade das Präparat verdirbt.

Ferner brachte A. Dogiel (12) zwecks Fixierung des Methylenblaus und gleichzeitiger Härtung der Gewebe, die letzteren für eine möglichst kurze Zeit in 96%igen, mit pikrinsaurem Ammonium gesättigten Alkohol.

Allein auch diese Methode gab (wie sogar der Autor selbst eingestand) schlechte Resultate, weil in der alkoholischen Lösung von pikrinsaurem Ammonium die Färbung der Nerven schnell, nach 1—2 Stunden verschwindet.

Hier muß erwähnt werden, daß S. MAYER (82) und RETZIUS (46) noch früher als A. DOGIEL, den Vorschlag gemacht hatten, das Methylenblau in einem Gemisch von gleichen Teilen Glyzerin und einer in der Kälte gesättigten wässerigen Lösung von pikrinsaurem Ammonium zu fixieren. LAWDOWSKY (90) schlug vor in einer gesättigten Pikrinsäurelösung die gefärbten Nerven zu fixieren und gleichzeitig das Gewebe zu härten. Außerdem gab LAWDOWSKY an, daß die Färbung der Nerven mit Methylenblau gut in einer Lösung von Jod in amniotischer Flüssigkeit fixiert wird.

Alle diese Methoden habe ich schon oben kurz charakterisiert und will mich hier nicht wiederholen.

Zur Erzielung einer nachfolgenden Härtung des Gewebes schlug PLOSCHKO (91) vor, das in einer gesättigten wässerigen Lösung von pikrinsaurem Ammonium fixierte Gewebe mit den mit Methylenblau gefärbten Nerven in eine 5%ige Formalinlösung zu tauchen, in welcher er es für 6—48 Stunden ließ. Nach Ablauf dieser Zeit kann man die Gewebsstückchen in Hollundermark einklemmen und aus ihnen Schnitte anfertigen, die dann in Glyzerin eingeschlossen werden müssen.

Erst 10 Jahre nach der oben angegebenen Entdeckung EHRLICHS gelang es endlich, einen mehr weniger befriedigenden Fixator für das Methylenblau zu finden. Die Ehre dieses Fundes gehört BETHE (92). Er zeigte, daß sich das molybdänsaure Ammonium sehr fest mit dem Methylenblau verbindet und dessen Fällung aus der Lösung bewirkt. Hierbei entsteht molybdänsaures Methylenblau, das sich weder in Äther, noch in Xylol, noch in kochendem Wasser löst; dieses molybdänsaure Methylenblau ist schwer löslich in Alkohol bei gewöhnlicher Temperatur, aber leicht bei erhöhter. BETHE gab an, daß es zur Fixation des Methylenblaus durch molybdänsaures Ammonium noch notwendig ist, eine gewisse Quantität Wasserstoffsuperoxyd als Oxydationsmittel, und Salzsäure hinzuzufügen. Er schlug folgendes Rezept zur Fixation mit Methylenblau gefärbter Gewebe von Wirbeltieren vor:

Molybdänsaures Ammonium . .	1 g,
Destilliertes Wasser	10 ccm,
Wasserstoffsuperoxyd	1 ccm
Salzsäure	1 gtt.

BETHE riet, dieses Gemisch bis +2° C oder —2° C abzukühlen und in ihm das Gewebe je nach der Größe der Stückchen für 2—5 Stunden zu lassen. Nach Ablauf dieser Zeit kann man das Gewebe bei Zimmertemperatur stehen lassen, und darauf wird aus ihm das Gewebe in eine

große Quantität Aqua destill. für 2 Stunden übertragen. Nach der Abspülung kommen die Stückchen zur Entwässerung in Alkohol, wobei sie in letzterem nicht zu lange bleiben dürfen. Zur Aufhellung benutzte BETHE Nelkenöl oder Xylol und schloß die Präparate in Kanadabalsam ein.

Allein schon im gleichen Jahre (1895) gab S. MEYER (80) an, daß das Hinzusetzen von Wasserstoffsuperoxyd zum molybdänsauren Ammonium nicht nur überflüssig, sondern sogar schädlich ist.

In dem Erwiderungsartikel auf diese Angaben S. MEYERS schlug BETHE manche Modifikationen seiner Methode der Fixation des Methylenblaus vor (92). Zunächst zeigte es sich, daß die Abkühlung des Fixators nicht notwendig ist und außerdem schlug BETHE vor, auch die Zusammensetzung des Fixators zu ändern. Er schlug vor eine gemischte Methode der Fixation in folgender Weise zu gebrauchen: nachdem die gewünschte Färbung der Nervenelemente eingetreten war, tauchte er zuerst das Gewebe für 10—15 Minuten in eine gesättigte Lösung von pikrinsaurem Ammonium und trug es dann in eines der folgenden Gemische über:

1) Molybdänsaures Ammonium . . . . . 1 g,
   Destilliertes Wasser . . . . 10 ccm,
   Salzsäure . . . . 1 gtt,
2) Molybdänsaures Ammonium . . . . . 1 g,
   Destilliertes Wasser . . . . 10 ccm,
   $^1/_2$%ige Lösung von Osmiumsäure . . 10 ccm,
   Salzsäure . . . . 1 gtt,
3) Phosphormolybdänsaures Natrium . . 1 g,
   Destilliertes Wasser . . . . 10 ccm,
   2%ige Lösung von Osmiumsäure . . . 10 ccm,
   Salzsäure . . . . 1 gtt,
4) Molybdänsaures Ammonium . . . . . 1 g,
   Destilliertes Wasser . . . . 10 ccm,
   2%ige Lösung von Chromsäure. . . . 10 ccm,
   Salzsäure . . . . 1 gtt,
5) Phosphormolybdänsaures Natrium . . 1 g,
   Destilliertes Wasser . . . . 20 ccm,
   Salzsäure . . . . 1 gtt,
6) Phosphormolybdänsaures Natrium . . 1 g,
   Destilliertes Wasser . . . . 10 ccm,
   $^1/_2$%ige Osmiumsäurelösung . . . . . 10 ccm,
   Salzsäure . . . . 1 gtt.

Ramon y Cajal (42) benutzte bei der Färbung der Elemente des centralen Nervensystems mit Methylenblau die folgende Fixationsmethode: zunächst tauchte er das Gewebe mit den gefärbten Elementen in ein Gemisch von:

Molybdänsaurem Ammonium . . . . 10 g,
destilliertem Wasser . . . . 100 ccm,
Salzsäure . . . . 10 gtt.

Darauf trug er die Präparate in ein andres Gemisch, bestehend aus:

Formalin . . . . 40 ccm
destilliertem Wasser . . . . . 60 ccm } für 3—4 Stunden
1%ge Lösung von Chlorplatin. 5 ccm

über.

Darnach werden die Präparate in destilliertem Wasser abgespült und auf einige Minuten in eine 1/3%ige alkoholische Lösung von Chlorplatin übertragen.

A. Dogiel (12) benutzt einfach eine 5—8%ige Lösung von molybdänsaurem Ammonium ohne irgendwelche Beimengung als Fixator des Methylenblaus und hält in ihr die Gewebe 24—48 Stunden lang.

Leontowitsch (93) endlich empfahl noch zwei folgende Gemische zur Fixation des Methylenblaus:

1) 5%ige wässerige Lösung Ammonii molybdenici oder picromolybdenici . . . . 32 ccm,
1/3%ige wässerige Lösung Auro-Kali cyanati . . . . . . 1 ccm,
1%ige wässerige Lösung Platini chlorati . . . . 2 ccm.

2) 10%ige wässerige Lösung Ammonii molybdenici oder picromolybdenici . . . . 15 ccm,
1/4%ige wässerige Lösung Na_2PdCl_4. . . . . 15 ccm,
1%ige wässerige Lösung Platini chlorati . . . . 2 ccm.

Außerdem macht Leontowitsch auch noch einige Angaben über die Fixation des Methylenblaus.

Im molybdänsauren Ammonium haben wir in der Tat einen ausgezeichneten Fixator für mit Methylenblau gefärbte Präparate. Dieses Salz ist jedoch bekanntlich kein guter Fixator für Gewebselemente, fixiert man in ihm z. B. ein Stück Leber, so erhält man am gefärbten Präparat höchst unvollkommene und verunstaltete Bilder vom Bau dieses Organes und seinen typischen Zellen. Im molybdänsauren Ammonium besitzen wir bloß einen Fixator für die Färbung mit Methylenblau selbst, welche ohne eine solche Fixation schnell verschwindet, worauf

schon oben hingewiesen wurde und folglich wird bei der Färbung der Nervenelemente mit Methylenblau das Gewebe erst viele Stunden nach dem Tode des Tieres fixiert, da es zuerst gefärbt wird (1—2 Stunden) dann diese Färbung fixiert wird (4—24—36 Stunden), dann folgt ein lang dauerndes Waschen in destilliertem Wasser (bis 24 Stunden) und erst dann werden die Präparate zur Entwässerung in Alkohol übertragen, wo eigentlich das Gewebe erst fixiert wird.

Ich verfahre anders. Wenn die gewünschte Färbung der nervösen Elemente eingetreten ist, übertrage ich das Gewebe in die folgende, bis zur Körpertemperatur erwärmte Lösung:

Molybdänsaures Ammonium, ...	8,0 g,
Formalin (Schering)	0,5 ccm,
destilliertes Wasser	100,0 ccm.

Diese unbedingt zu filtrierende Lösung, die einen doppelten Fixator darstellt, muß man in großen Quantitäten nehmen, und zwar muß die Fixation mit der erwärmten Lösung begonnen werden, weil die Gewebe, deren Nerven mit Methylenblau gefärbt werden, die genannte Temperatur besitzen und ihr Übertragen in ein kälteres und besonders abgekühltes Milieu, wie es früher Bethe empfahl, höchst schädlich ist für die Bewahrung der normalen Struktur. Ich lasse die Präparate in dem genannten Fixator stets 24 Stunden lang, dann wasche ich sie ebenso lang in destilliertem oder einfachem Wasser, wobei es, falls die Gewebsstücke groß sind, ratsam ist sie in warmem Wasser zu waschen, weil sich das molybdänsaure Ammonium in kaltem Wasser so wenig löst, daß man später schlecht ausgewaschene Präparate erhält, die sich bei der nachfolgenden Behandlung im Alkohol trüben. Im Alkohol entwässere ich die Präparate 0,5—2 Stunden lang ohne Nachteil für das Ergebnis der Färbung, helle sie stets in Xylol auf, wobei es mitunter ratsam ist, sie zwischen dem Alkohol und Xylol durch gutes Bergamottöl zu leiten. Zum Einschließen der Präparate benutze ich stets Damar-Xylol, das unbedingt eine neutrale Reaktion besitzt. Das Einschließen in Kanadabalsam vermeide ich, weil dabei die ursprüngliche intensive Färbung mit der Zeit grünlich und schwächer wird.

In dieser kurzen Beschreibung habe ich es versucht, historisch den Entwicklungsgang der Methode der Färbung nervöser Elemente mit Methylenblau darzustellen. Wir sehen, daß seine Entwicklung

recht kompliziert ist. Zugleich versuchte ich es in den Fällen, wo ich über eigne, persönliche Erfahrungen verfügte in die objektive Beschreibung von andern Forschern gefundener Tatsachen, meine eignen, subjektiven Beobachtungen einzuflechten. Endlich ist in dieser Beschreibung genauer die Methodik mitgeteilt, welche ich in den letzten Jahren bei meinen Arbeiten mit Methylenblau benutzte.

II. Einleitung.

In den Arbeiten von ANDREAS VESALIUS (58), EUSTACHIUS (44) und GABRIEL FALLOPIA (16), die dem 16. Jahrhundert angehören, finden wir die ersten Erwähnungen der Herznerven. Allein Eigentum der Wissenschaft wurden diese Entdeckungen nicht früher als sie bestätigt und begründet wurden von einer ganzen Reihe hervorragender Anatomen der alten Zeit: T. WILLIS, R. VIEUSSENS, LANCISI, Z. B. WINSLOW, WALTHER und besonders SENAC, der alle schon vorhanden gewesenen und dazu gehörenden Angaben gesammelt und die eingehendste eigne Untersuchung dieser Frage vorgelegt hat. Mit dem Erscheinen der Arbeit von SENAC war die Frage über die Anwesenheit von Nerven in der Herzwand positiv entschieden.

Allein es wurde der Gedanke, zuerst von SAMUEL THOMAS VON SÖMMERING (56) ausgesprochen, daß, wenn es auch Nerven in der Herzwand gibt, diese einzig für die Wände der Blutgefäße darin bestimmt sind. Die gleiche Meinung wurde noch um einiges früher von SÖMMERINGS Schüler BEHRENDS in seiner Dissertation ausgesprochen (49). Aber alle diese Auslegungen hatten schon im Grunde genommen, einen sehr kleinen Erfolg, was hauptsächlich davon abhing, daß zu der Zeit die Arbeit des berühmten Forschers der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts auf dem Gebiete der chirurgischen Anatomie, ANTONIO SCARPA (49) erschien, welche gänzlich die Meinung der Gegner vernichtete und welche für jene Zeit ein erstaunlich vollkommnes Werk, versehen mit 14 vorzüglich ausgeführten Tabellen des Herznervensystems, vorstellte. Diese Arbeit von SCARPA brachte also die entstandene Frage um ihr rechtmäßiges raison d'être und wenn auch später abweichende Meinungen über diese Frage hinsichtlich verschiedener Tiere noch ausgesprochen wurden, so blieben sie vereinzelt oder was noch wichtiger ist, diese Meinungen erwiesen sich gewöhnlich bei der folgenden Prüfung einfach als Mißverständnisse, entstanden aus ungenügender Erkenntnis. [BROWN SÉQUARD (8), ENGELMANN (15), FOSTER und DEW SMITH (11 u. 18), GASKELL (19),

Luchsinger (38), Biedermann (6) u. a.]. Also finden wir ins 19. Jahrhundert tretend die Frage über die Anwesenheit von Nerven, die allein fürs Herzgewebe bestimmt wird, als positiv entschieden. Aus solch einer Sachwendung folgte klar, daß fernerhin der Charakter der Erforschungen betreffs der Innervation des Herzens sich wesentlich verändern mußte, zur ausführlicheren Bearbeitung der Frage übergehend, die schon wissenschaftlich in den Hauptzügen begründet war. Eine derartige Erwägung macht, scheint mir, die Tatsache verständlich, daß im Laufe einer Reihe von Jahrzehnten der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts es unmöglich ist, in der Literatur über diese Frage irgendwelche Data zu finden, die neues Licht ergießen oder wenigstens zum Teil die uns interessierenden und mit ihnen verbundenen Fragen aufklären würden. Nur im Jahre 1844 mit dem Erscheinen der Arbeit von Remak (45) bekommt die Frage über die Innervation des Herzens ihre weitere Bearbeitung und seit der Zeit bis jetzt hört sie nicht auf die Forscher zu interessieren.

Beim Menschen, Pferde, Ratte und andern Säugetieren konnte Scarpa (49) beständig im Herzen die Anwesenheit von Nerven entdecken, wobei er darauf hinwies, daß der linke Ventrikel reichlicher mit denselben versehen ist, als der rechte. Scarpa wies auch darauf hin, daß der Verlauf der Hauptnerven des Herzens mit dem Verlauf der Coronargefäße zusammenfällt, obgleich die Nerven auch manchmal eine von den Gefäßen unabhängige Richtung haben.

Diese Nerven nehmen ihren Anfang vom Herzgeflecht (Plexus cardiacus), welches nach den alten Beschreibungen von Cruveilhier (68) so entsteht, daß sechs Zweige des Hauptsympathicus, die zur Innervation des Herzens bestimmt sind, an der concaven Seite des Aortabogens, vor der Spaltung der Trachea, an der Teilungsstelle der Lungenarterie eine Menge von Anastomosen wie untereinander, so auch mit den dem Nervus vagus entsprungenen Zweigen bilden. Im Centrum dieses Geflechtes liegt das kleine Ganglion, welches schon früher von Wrisberg (69) beschreiben wurde und das zur Zeit den Namen Ganglion Wrisbergii trägt.

Später wies Vignal (59) besonders beharrlich darauf hin, daß dieses Ganglion nicht beständig ist und darum, wahrscheinlich, keine wichtige Rolle in der Innervation des Herzens spielt. Er untersuchte dieses Ganglion bei *Macacus sinicus*, wobei er fand, daß von vier von ihm untersuchten Affen nur bei zweien das Ganglion Wrisbergii vorhanden war; ferner bemerkt er, daß auch beim Menschen dieses Ganglion nicht beständig ist. Den mikroskopischen Bau dieses Ganglions

studierend fand VIGNAL, daß dasselbe ausschließlich aus multipolaren sympathischen Ganglienzellen besteht.

KREHL und ROMBERG (47) erforschten ausführlicher diejenigen Nervengeflechte, aus denen die Nervenfasern, die in die Herzwandung treten, ihren Ursprung nehmen. Sie machten ihre Untersuchungen am Kaninchenherzen und sahen, daß die aus dem Vagus und den sympathischen Nerven entstandenen Nervenästlein in der Richtung zum Herzen an der hinteren Fläche der aufsteigenden Aorta zur Teilungsstelle der Arteriae pulmonalis verlaufen. Hier teilen sich diese Nervenästlein und verflechten sich untereinander, zwei Geflechte bildend, von denen die Autoren eines »Bulbusgeflecht«, das andre »Verbindungsgeflecht« nennen. Das erste dieser Geflechte verteilt sich zwischen der Aorta und der Lungenarterie und zieht sich über den Raum von der Teilungsstelle der Lungenarterie bis zu den Herzventrikeln, das zweite liegt zwischen der Trachea und der rechten Lungenarterie, wobei es die Vorhöfe erreicht und hier in das Vorhofsgeflecht übergeht. — An der Teilungsstelle des Bulbus- und Verbindungsgeflechts befindet sich eine Anhäufung ganglióser Zellen, welche einen Knoten bilden, von KREHL und ROMBERG für ein Analogon des Ganglion Wrisbergii des Menschen gehalten. Das Bulbusgeflecht enthält nur eine geringe Anzahl von Ganglien, doch unterhalb des Abganges der Coronararterien von der Aorta kann man nach KREHL und ROMBERG in seinen Ästen bloß einzelne Ganglienzellen finden, welche auf dem Conus arteriosus arteriae pulmonalis liegen. Das Bulbusgeflecht entsendet zwei Coronargeflechte (»Plexus coronarius«), die mit ihren Maschen die obere Fläche der Ventrikel bedecken. Bedeutend mehr Ganglien sind im Vorhofsgeflecht vorhanden, während es im Verbindungsgeflecht eine geringere Anzahl von Ganglienzellen gibt.

Die Äste all dieser Geflechte gehen ferner auf die Herzoberfläche über, wo sie von neuem die üppigsten Nervengeflechte bilden, teils schon mit dem unbewaffneten Auge sichtbar, meistens aber der Untersuchung nur mit Hilfe des Mikroskops zugänglich. Der Beschreibung dieser letzten Herznervengeflechte widme ich weiter ein besonderes Kapitel, jetzt aber bleibe ich hier bei den mit dem bloßen Auge sichtbaren Geflechten stehen. Diese Geflechte wurden zum erstenmal ausführlicher von JACQUES (25) am Hundeherzen untersucht, in dessen Arteria coronaria er eine Methylenblaulösung einführte. Infolgedessen treten die Nerven auf der Herzoberfläche als kleine blaue Striche ziemlich deutlich hervor und er konnte konstatieren, daß auf den Vorhöfen die Nervengeflechte feinere und unregelmäßigere Maschen

haben als auf den Kammern. Auf diesen letzteren ziehen sich die Nervenstämmchen von der Atrioventricularfurche zur Herzspitze herab, im allgemeinen der schrägen Richtung folgend und mitunter senkrecht zu den Blutgefäßen. Die mittleren Nerven der vorderen Oberfläche der Herzkammern haben eine fast vertikale Richtung, gleich der Richtung, welche hier auch die Coronargefäße haben; die äußersten rechten und linken Nervenstämmchen der vorderen Oberfläche durchkreuzen aber die Coronargefäße fast perpendiculär. Auf der hinteren Oberfläche des Herzens ziehen die Nervenstämmchen von der Atrioventricularfurche herab alle parallel zueinander und schneiden in schräger Richtung die Mehrzahl der Coronargefäßäste. Alle diese Nervenstämmchen verzweigen sich wenig auf der Herzoberfläche, geben aber eine große Anzahl von Kollateralen ab, welche in die Masse des Myocardiums eindringen. Anastomierend untereinander bilden die beschriebenen Herznervenäste auf der Oberfläche der Herzkammern ein Geflecht mit langgezogenen Maschen, welches unabhängig vom Herzgefäßsystem ist und unter dem Pericardium liegt. Nach Jacques ist die linke Kammer reichlicher als die rechte mit Nerven versehen, worauf schon Scarpa hinwies, wie wir sahen, und später auch Lee (36) und Wooldridge (70). Lomakina (71) wies im Pferde- und Hundeherzen das Vorhandensein solcher Nervenstämmchen nach, die Äste abgeben, wie zu den Vorhöfen, so auch zu den Kammern, und deren Unterbindung die Koordination der Bewegungen zwischen den angegebenen Herzteilen störte.

In den letzten Jahren untersuchten wieder einige Autoren (Schumacher, Jouc, S. Michailow, Waledinsky) den Verlauf der Herznerven, die nach einer gewissen speziellen Bearbeitung auf der Oberfläche des Herzens mit unbewaffnetem Auge zu sehen sind.

Schumacher (72) untersuchte in dieser Richtung eine große Anzahl von Säugetieren und fand, daß der Charakter der Nervenverteilung auf der Herzkammeroberfläche verschiedener Säugetiere im allgemeinen eine und dieselbe bei allen ist.

Jouc (66) versuchte von neuem eine ausführlichere Beschreibung des Nervenverlaufes zu geben; ich werde aber hier auf seine Beschreibung nicht weiter eingehen, da sie wie bei den früheren Autoren nur darauf gerichtet ist, ob diese Nerven parallel, schräg oder perpendiculär in der Richtung zur langen Herzachse gehen, ob ihr Verlauf mit der Richtung der Herzblutgefäße übereinstimmt oder mit der der Muskelbündel, ob die besonderen Herzteile in gleicher Weise mit Nerven versehen sind usw.

Mir scheint, daß all diese Angaben in der jetzigen Zeit eine nur geringe Bedeutung haben, da, wie wir weiter sehen werden, die gegenwärtigen Methoden der Färbung und Differenzierung des Nervengewebes die Möglichkeit geben nach der Kompliziertheit des Baues wirklich ein kolossales Nervensystem im Herzen der Säugetiere zu enthüllen, welches auch zweifellos diesem unendlich sensiblen lebendigen Regulator entspricht; die einfachen aber und im Vergleich groben Daten, die mit der Aufklärung der Frage über die Verteilung der nur allergrößten Nervenstämme auf der Herzoberfläche verbunden sind, erscheinen zu ungenügend, um aus ihnen irgendwelche Schlußfolgerungen zu ziehen, oder Voraussetzungen über die Herztätigkeit zu machen. So war meine Meinung noch im Jahre 1905, als ich mit Eifer anfing mich mit dem Studium der Innervation des Herzens zu beschäftigen. Von derselben eben ausgehend erwähnte ich nicht mit einem Worte in keiner meiner Arbeiten, die der Frage über den inneren Bau des Herznervensystems der Säugetiere gewidmet sind (65), meine Experimente, die ich zum Zwecke der Aufklärung wie des Verlaufes der großen Nervenstämme so auch der Lage der größeren Ganglien auf der Herzoberfläche anstellte, und die ich zu verschiedener Zeit an Herzen von Pferd, Kuh, Katze, Hund, Kaninchen, Meerschweinchen, weißer Ratte und Maus machte. Auch jetzt werde ich mich nicht lange bei ihnen aufhalten, möchte nur erwähnen, daß ich das Untertauchen der Herzen der getöteten angeführten Tiere in 0,5—1,0%iger Essigsäurelösung anwandte als Mittel, das schnell und ziemlich voll ein deutliches Bild der Verteilung der erwähnten Elemente auf der Herzoberfläche gibt. Dank der Wirkung der Essigsäure zeichnet sich auf der Oberfläche des Herzens ein feines weißes Nervennetz aus, welches mit seinen Maschen das ganze Herz umflicht. Diese Experimente brachten mich zur festen Überzeugung, daß

1) bei allen oben erwähnten Säugetieren das Bild der Verteilung auf der Herzoberfläche der Nervenstämmchen, die mit dem unbewaffneten Auge zu sehen sind, verschieden erscheint;

2) dieses Bild beständig verschieden erscheint auch bei verschiedenen Individuen ein- und derselben Gattung;

3) im Herzen von Säugetieren es nicht der Gesetzmäßigkeit in der Lage der Herzganglien gibt, welche wir z. B. im Froschherzen finden [siehe meine Arbeit (65)]. Bei den Säugetieren sind die Ganglien ohne bestimmte Ordnung Plan auf der äußeren Fläche des Herzens zerstreut und dort, wo ein Ganglion bei einem Individuum liegt, kann bei einem andern Individuum derselben Art ein Ganglion auf dieser Stelle fehlen.

Ich entschloß mich jetzt diese Data anzuführen, weil ich es in der letzten Zeit oft zu bedauern hatte, es nicht früher gemacht zu haben, da. wenn diese meine Data bis zum Jahre 1908 publiziert wären, WALEDINSKY es vielleicht dann nicht nötig gehabt hätte so viel Mühe und Zeit zu verschwenden, wie er es getan und in seiner Dissertation Seite 45 und 46 angeführt hat. Er beabsichtigte einen mehr oder weniger bestimmten Begriff über die Lage der Nervenknoten in der Herzkammer der Säugetiere zu geben und als topographische Grundlage zur Beurteilung, in welcher Stelle auf der Herzkammeroberfläche dieses oder jenes Ganglion liegt, nahm er den Nervenverlauf auf dieser Oberfläche nach einer Bearbeitung des Herzens mit einer 7%igen Karbolsäurelösung nach den Angaben von JOUC (66) vor. Es schien freilich einfach, bequem und darum auch verlockend die ganze Herzkammeroberfläche in natürliche kleine Teile zu zerlegen und, voraussetzend, daß es in jedem Herzen analoge Teile gibt, zu untersuchen, ob in der gegebenen Stelle ein Ganglion vorhanden ist oder nicht. WALEDINSKY wählte das Kalbherz und untersuchte auf demselben zuerst die Lage der Nerven und hiernach auch die Ganglien. Er beschreibt ausführlich jedes von ihm mit dem bloßen Auge gesehene Ästchen und meint, daß das von ihm uns auf seinen Tabellen vorgezeichnete Bild des Laufes dieser Nerven beständig erscheint. Zur indirekten Bestätigung brachte er auf der nächsten Tabelle seiner Arbeit die Zeichnungen unter, die seinerzeit SCARPA (49) für die Nervenverteilung auf der Oberfläche des Kalbherzens gab. Mir scheint, daß WALEDINSKY sehr scharfsinnig gehandelt hat, indem er die Bilder von SCARPA und die seinigen nebeneinander unterbrachte, allein, mir scheint auch, daß diese Zusammenstellung gerade das Gegenteil davon beweist, worauf der Autor rechnete. Das Gemeinschaftliche, welches es zwischen den Zeichnungen dieser zwei Autoren gibt, ist nur das, daß auf der ganzen Herzkammeroberfläche Nerven vorhanden sind; doch der Lauf und die Richtung einzelner von ihnen ist zu verschieden auf beiden Zeichnungen und kann eher zur Illustration meiner zweiten, oben angeführten Schlußfolgerung dienen als zu den Behauptungen von WALEDINSKY.

Ich schließe die kurze Beschreibung der Nervengestaltungen, aus denen unmittelbar die das Herz und seine Umhüllung innervierenden Fasern entspringen mit der Hinweisung darauf, daß in der letzten Zeit EIGER (67) beim Meerschweinchen das Vorhandensein eines Ganglions unter dem Aortabogen entdeckte, das dem Ganglion Wrisbergii entspricht und auch eines andern im bulbären Geflecht (» Plexus bulbaire «) zwischen der Aorta und den Lungenarterien.

III. Die Nerven des Herzbeutels.

Die Frage über die Innervation des Herzbeutels blieb wunderbarer Weise bis jetzt fast völlig unbearbeitet. Es hat bis jetzt nicht nur niemand im parietalen Blatte des Pericards nervöse Endapparate gefunden, sondern überhaupt die Anwesenheit von Nerven in ihm ist kein einziges Mal mit Hilfe der gegenwärtigen Methoden der Färbung und Differenzierung des Nervengewebes konstatiert worden. Meine Untersuchungen in dieser Richtung, die mit Hilfe der Methylenblaufärbung nach meiner Methode ausgeführt worden sind, beziehen sich vornehmlich auf den Herzbeutel von Pferd und Hund und bloß manche, einzelne diesbezügliche Tatsachen gelang es mir auch für Kaninchen und Katze zu erhalten.

1. Die Nervengeflechte des Herzbeutels.

Die ersten und bis jetzt einzigen Angaben über die Nerven des parietalen Herzbeutelblattes gelang es mir in zwei gleichzeitig erschienenen Arbeiten zweier russischer Autoren: SKWORZOW und JANTSCHITSCH, zu finden, die mit jetzt schon veralteten Methoden arbeiteten. SKWORZOW (124) benutzte vornehmlich die Vergoldungsmethode nach COHNHEIM und untersuchte den Herzbeutel von Hund und Katze. Nach diesem Autor zweigen sich die für das parietale Blatt des Pericards bestimmten Nerven vom N. phrenicus, vagus und sympathicus ab. In die Dicke der Herzbeutelwandung eingedrungen ziehen sie weiter zusammen mit den Gefäßen. Von diesen perivascularen Nervenstämmchen zweigen sich mitunter einzelne Fäserchen ab, die sich ins Gewebe der erwähnten Pericardschicht begeben und sich dort verlieren. Mitunter und sogar oft teilen sich die Nervenstämmchen des Herzbeutels und anastomosieren untereinander ein Geflecht bildend. Nach der Ansicht SKWORZOWS ist das parietale Blatt des Pericards ärmer an Nerven als dessen viscerales Blatt.

Zu der gerade entgegengesetzten Schlußfolgerung kam der zweite der genannten Autoren, JANTSCHITSCH (128), nach dessen Meinung im Gegenteil der Herzbeutel oder, wie er ihn nennt, pericardiale Beutel reich an Nerven ist. JANTSCHITSCH arbeitete hauptsächlich an Hunden und nur wenig an Katzen. Er nahm Teile des Herzbeutels eines eben getöteten Tieres und übertrug sie für 5—30 Minuten in eine $^1/_8$—$^1/_{18}$%-ige Lösung von Chlorgold. Darauf bearbeitete er seine Präparate mit angesäuertem Wasser, Spiritus und Glyzerin, wie das zu jener Zeit üblich war. Auf Grund der Untersuchung solcher Präparate kam er

zum Schlusse, daß der größte Teil der Nervenfasern, welche die Nervenstämmchen des Herzbeutels bilden, zu den markhaltigen Nervenfasern gehören und daß bloß manches Mal unter ihnen auch marklose Fasern vorkommen. Die Nervenstämmchen und einzelne Nervenfasern verlaufen teils in der Herzbeutelwandung längs der Blutgefäße, teils aber verlaufen sie im faserigen Bindegewebe dieser Herzbeutelschicht, ganz unabhängig vom Verlauf der Gefäße. JANTSCHITSCH wies darauf hin, daß die Achsencylinder dieser markhaltigen Nervenfasern, sich reichlich verzweigend, mit der Bildung eines engmaschigen Netzes enden. Außerdem befindet sich ein dichtes Nervennetz auch noch unter dem Endothel der Lamina mediastinalis pericardii.

Mit diesen bescheidenen Angaben erschöpft sich die Literatur der Frage über die Nerven des Herzbeutels und sie bilden das Wissen der Histologie über diese Frage bis zum heutigen Tage.

Nach meinen Untersuchungen verzweigen sich die Nervenstämmchen, nachdem sie von außen in das Gewebe des Herzbeutels eingedrungen sind, reichlich und bilden, sich durchflechtend, ein recht dichtes Nervennetz. Auf eine genaue Beschreibung dieses Netzes will ich nicht eingehen und werde mich bloß mit dem Hinweis begnügen, daß die umfangreicheren Nervenstämmchen dieses Netzes stets die stärksten Gefäße des parietalen Pericardblattes begleiten, während alle andern Nervenstämmchen im Gewebe zwischen den genannten Gefäßen liegen. Den größten Reichtum an Nerven weisen die mehr äußeren Schichten des Herzbeutels auf. Einzelne Nervenfasern, die sich von andern Nervenstämmchen des Geflechtes abzweigen, enden in der Herzbeutelwandung mit sensiblen Nervenendapparaten von verschiedenem Typus, sowohl inkapsulierten als nicht inkapsulierten. Mitunter freilich können Nervenfasern der zweiten Kategorie die Blutgefäße innervieren und Fasern, die sich von den perivasculären Nervenstämmen abzweigen, können mit Endapparaten im Bindegewebe des parietalen Pericardblattes enden. Ich gehe nun direkt zur Beschreibung dieser Endapparate über.

2. Die eingekapselten Nervenendapparate.

In der Herzbeutelwandung kommt nur ein Typus inkapsulierter Nervenendapparate — einkapsulierte Nervenknäuelchen (Fig. 1) — vor. Diese sensiblen Endapparate werden durch die Endverzweigungen der Achsencylinder markhaltiger Nervenfasern gebildet, wobei eine solche Faser, sich teilend, mit mehreren Nervenapparaten von diesem Typus enden kann (s. Fig. 1). Bald näher, bald weiter von der Über-

gangsstelle in den Endapparat verliert eine solche markhaltige Nervenfaser ihre Myelinscheide und tritt, bald nach vorheriger Teilung in 2—3—4 und mehr Ästchen, bald ohne diese, in einen geschlossenen umgrenzten und nicht großen, von einer Kapsel umgebenen Raum, wo sie den nervösen Teil des zu beschreibenden Endapparates bildet.

Die inkapsulierten Nervenknäuelchen bestehen aus drei Teilen:

a. der Kapsel, b. dem Innenkolben, c. dem nervösen Teil oder der Endigung der Nervenfaser.

ad a. Die Kapsel der Endapparate von diesem Typus besteht aus mehreren Schichten und enthält mancherorts Bindegewebszellen.

ad b. Was die Frage über den Innenkolben, d. h. denjenigen Raum, der von der Kapsel umgrenzt ist und in dem der nervöse Teil des Apparates liegt, anbetrifft, so muß zunächst darauf hingewiesen werden, daß in betreff dieser Frage die Ansichten der Forscher sehr auseinandergehen. KRAUSE (30), KEY und RETZIUS (46), A. DOGIEL (12) und SMIRNOW (55) meinten, daß der Innenkolben aus einer besonderen körnigen Masse besteht. Später aber gaben KRAUSE (30) und A. DOGIEL (12) diese Ansicht auf und wurden andrer Meinung. KRAUSE (30) und auch JZQUIERDO (129), WALDEYER (130) und LONGWORTH (131) gaben an, daß es ihnen gelungen sei, einen cellulären Bau des Innenkolbens zu beobachten, wobei KRAUSE solche Zellen mit dem Namen »Kolbenzellen« belegte. Ich habe schon in meinen andern Arbeiten darauf hingewiesen (65), daß es mir trotz aller Bemühung nie gelang eine solche Struktur (weder celluläre, noch körnige) der Innenkolben inkapsulierter Nervenendapparate zu sehen, und ich glaube, daß intra vitam der Innenkolben dieser Apparate mit Lymphe erfüllt ist. Diese letztere kann, indem sie bei der Bearbeitung der Präparate koaguliert, mitunter die zelligen und die andern Strukturen der genannten Autoren vortäuschen. Dieselbe Meinung vertritt auch A. DOGIEL (12) in seinen späteren Arbeiten.

ad c. Der von seiner Myelinscheide befreite Achsencylinder dringt in den Innenkolben ein und und zerfällt hier in eine große Anzahl feinster Nervenendfädchen. Diese letzteren nehmen gewöhnlich ein varicöses Aussehen an und bilden, sich auf komplizierte Weise durchflechtend, das typische Bild (s. Fig. 1) eines Nervenendapparates in Form eines Knäuels, das weiter unten genauer beschrieben werden wird.

In der Literatur gibt es eine sehr große Anzahl von Arbeiten, in denen verschiedene Autoren inkapsulierte Nervenendapparate beschreiben. Allein obgleich auch schon viele Autoren sensible Apparate von diesem Typus beschrieben haben ist ihre Anwesenheit doch bloß

in einer geringen Anzahl von Organen bekannt: in den Geschlechtsorganen (in der Haut der Glans penis und der Clitoris), in der Conjunctiva, der Hornhaut, in verschiedenen Stellen der Cutis, im Herzen, in der Harnblase. Je nachdem, in welchem der genannten Organe die Autoren Endapparate von diesem Typus fanden (besonders die alten Autoren), belegten sie sie mit verschiedenen Namen, so daß in der Literatur dieser Frage ein beträchtlicher Wirrwar zutage tritt, so daß die einzelnen Autoren bei der Beschreibung der von ihnen gefundenen sensiblen Endapparate von diesem Typus den Angaben der andern Autoren über die nämliche Frage gar keine Rechnung tragen. Die Entdeckung der Endapparate dieses Typus in den Geschlechtsorganen und der Conjunctiva gehört KRAUSE (30) an.

Dieser Forscher untersuchte sie entweder an frischen Präparaten oder an solchen, die vorher mit Essigsäure oder Alkalien bearbeitet worden waren, und schon er legte, meines Erachtens, den Grundstein zu jenem Wirrwarr und jener Systemlosigkeit, die in der Literatur dieser Frage, wie schon oben darauf hingewiesen, zutage tritt. KRAUSE eben belegte die von ihm in den Geschlechtsorganen gefundenen inkapsulierten Nervenknäuelchen mit dem Namen »Genitalnervenkörperchen«, während er selbst, indem er genau solche Nervengebilde in der Conjunctiva beschrieb, sie mit keinem bestimmten Terminus bezeichnete und man sie später gewöhnlich KRAUSEsche Kolben nannte.

Die Entdeckung KRAUSES hinsichtlich der Anwesenheit von inkapsulierten Nervenknäuelchen in den Genitalorganen wurde darauf von einer ganzen Reihe anderer Forscher bestätigt, in erster Linie von POLL (132), FINGER (133), BENZE (134), IZQUIERDO (129), MERKEL (135) und SCHWALBE (51), die mit den alten Methoden arbeiteten und darauf auch von späteren Forschern, wie ARONSON (3), RETZIUS (46), A. DOGIEL (12), TIMOFFEEW (136), welche die gegenwärtigen Methoden der Färbung und Imprägnation der Nervenelemente mit Methylenblau und doppeltchromsaurem Silber nach GOLGI anwandten (TIMOFFEEW). Dabei nannte sie FINGER »Wollustkörperchen«, und SCHWALBE betrachtete sie als Übergangsstufe zwischen den typischen VATER-PACINIschen Körperchen und den Endkolben KRAUSES (s. meine Arbeit: Die Struktur der typischen VATER-PACINIschen Körperchen und ihre physiologische Bedeutung. Folia neuro-biologica. Bd. II Nevrologitschesky Wjestnik, Bd. XV, Hft. 3). Alle diese Forscher waren darüber einig, daß die betreffenden Endapparate aus den oben angeführten drei Teilen bestehen, ihre Ansichten über den feineren Bau dieser drei Teile differierten jedoch stark. Was nun die Angaben über

die Anwesenheit der erwähnten Nervenapparate in der Conjunctiva anbetrifft, so wurde auch in dieser Beziehung die Entdeckung KRAUSEs von vielen Autoren bestätigt, so von FREY (137), LÜDDENS (138), A. KÖLLIKER (28), CIACCIO (139), WALDEYER (130), KEY und RETZIUS (46), MERKEL (135), LONGWORTH (131), SCHWALBE (51), DOGIEL (12) und andern. Im Herzen und der Harnblase wurden sensible Endapparate von diesem Typus zuerst von mir entdeckt und beschrieben (65), wobei auch eine vollständigere Darlegung der Frage über die feinere Struktur der Apparate dieses Typus ebenfalls von mir in der Arbeit über die sensiblen Nervenendigungen in der Harnblase der Säugetiere gegeben wurde (Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 71 und auch Arbeiten der Gesellschaft russischer Ärzte in Petersburg fürs Jahr 1907).

3. Uneingekapselte Nervenendapparate.

Im Gewebe des Herzbeutels kommt eine bedeutend größere Anzahl nicht inkapsulierter als inkapsulierter Nervenendapparate vor. Die Form der nicht inkapsulierten Endapparate ist hier viel mannigfaltiger, da diese Apparate hier in vier verschiedenen Typen vertreten sind: A. baumförmige Endapparate, B. uneingekapselte Nervenknäuelchen, C. netzförmige Endapparate, D. guirlandenförmige Endapparate.

Die sensiblen Endapparate aller vier genannten Typen und auch die inkapsulierten Knäuelchen sind ohne bestimmten Plan und Ordnung über alle Teile und alle Schichten des Herzbeutels verstreut.

A. Baumförmige Endapparate (Fig. 10). Diese Endapparate entstehen so, daß der Achsencylinder einer markhaltigen Nervenfaser, nachdem er in größerer oder geringerer Entfernung von seinen Endverzweigungen seine Myelinscheide verloren hat, sich plötzlich auf einmal auf einem kleinen Oberflächenrayon intensiv zu teilen beginnt. Infolgedessen werden die durch solch eine Teilung entstehenden Ästchen immer feiner und feiner. Diese verschieden starken Ästchen verstreuen sich nach verschiedenen Richtungen im Bereiche eines gewissen, bestimmten und nicht großen Raumes, wobei sie sich auf verschiedene Art biegen. In manchen Fällen, wenn der baumförmige Apparat große Dimensionen erreicht, entsteht hierbei ein Bild, das sehr an einen astreichen Baum erinnert, dessen Ästchen fast in der gleichen Ebene liegen; hier gibt es auch dickere Äste und dünnere Ästchen und schon ganz feine Stengelchen, wie an Bäumen, die Analogie ergänzend; besonders charakteristisch und typisch erweist sich jedoch der Umstand, daß diese Stengelchen an ihren Enden mit blatt-

artigen Anhängen versehen sind. Diese Anhänge oder Endverdickungen sind von verschiedener Form und dem mannigfaltigsten Aussehen und Größe, deren genauere Beschreibung ich für überflüssig halte. Alle Endverzweigungen der kleinen Endapparate von diesem Typus liegen gewöhnlich in der Tat fast in einer Ebene, während mitunter die baumförmigen Endapparate große Dimensionen erreichend mit ihren verschiedenen Teilen in verschiedenen Ebenen liegen können. Dieser Typus sensibler Endapparate hat gewöhnlich eine gruppenartige Anordnung, d. h. eine Nervenfaser oder mehrere solcher Fasern enden mit Apparaten von diesem Typus, die in der Nähe voneinander liegen (s. Fig. 10). Wenn mehrere sensible Endapparate von diesem Typus die Endigungen des Achsencylinders einer einzigen markhaltigen Nervenfaser darstellen, so kommt das entweder so zustande, daß dieser Achsencylinder, nachdem er seine Markscheide verloren hat, sich zunächst in einige Äste teilt, von denen jeder mit dem oben beschriebenen Endapparat später endet (s. Fig. 10), oder aber der Achsencylinder endet, nachdem er in seine Endästchen zerfallen ist, mit einem einzelnen baumförmigen Apparat, von dem sich schon in zweiter Instanz feine Nervenästchen abzweigen, die weiter ihrerseits in Endapparate vom gleichen Typus übergehen. Mitunter sieht man gelegentlich eine ganze lange Reihe so gebauter baumförmiger Endapparate, die dann als zusammengesetzte Form der Apparate dieses Typus bezeichnet werden können. In andern Fällen entstehen Bilder der gruppenartigen Anordnung der betreffenden Endapparate einfach infolge davon, daß mit solchen nervösen Apparaten in einem einzelnen kleinen Oberflächenrayon mehrere markhaltige Fasern enden.

Baumförmige Endapparate sind schon von vielen Autoren in verschiedenen Bindegewebsbildungen beschrieben worden und zwar zunächst: in den Sehnen beschrieben sie Sachs (140), Cataneo (141), Ciaccio (139), in der Haut — Ranvier (43), Kölliker (28), Arnstein (2), A. Dogiel (12), in der Haut der Glans penis, im lockeren die Tunica albuginea penis umgebenden Bindegewebe und in andern Teilen der männlichen Geschlechtsorgane — Timoffeew (136), in den Synovialhäuten — Iwanow (142), im Herzen — Smirnow (55), A. Dogiel (12). und S. Michailow (65), in der Schleimhaut und der serösen Haut der Harnblase — S. Michailow (65), in der Muskelschicht der Harnblase — Grünstein (143), in den peripheren und centralen sympathischen Ganglien — S. Michailow (65), in den spinalen Ganglien — A. Dogiel (12) und, endlich, in den Scheiden der Nervenstämmchen — S. Michailow (65) (s. Fig. 24).

B. Uneingekapselte Nervenknäuelchen (Fig. 11). Apparate von diesem Typus gelang es mir häufiger als alle andern sensiblen Endapparate des Herzbeutels zu beobachten.

In der Mehrzahl der Fälle enden mit uneingekapselten Knäuelchen mehr oder weniger feine markhaltige Nervenfasern, die aus den die Blutgefäße des Herzbeutels begleitenden Nervenstämmen austretend, bald einen isolierten Verlauf haben, bald kleine Stämmchen des allgemeinen Geflechtes des parietalen Pericardblattes bilden. Diese Nervenfasern verlieren ihre Markscheide bald in größerer, bald in geringerer Entfernung von dem von ihnen gebildeten nervösen Endknäuel; allein es gibt auch solche, welche diese bis hart an die Stelle, wo ihr Achsencylinder in die einzelnen, diesen Apparat bildenden Ästchen zerfällt, behalten. Nicht selten aber hatte ich Gelegenheit zu sehen, daß mitunter die solche Endapparate bildenden Fasern stets den Charakter einer marklosen Nervenfaser behalten, auch wenn man sie über beträchtliche Strecken verfolgt; folglich verlieren solche Fasern ihre Markscheide, möglicherweise noch bevor sie ins Gewebe des Herzbeutels eintreten.

Nachdem sie diesen oder jenen Ort erreicht haben, beginnen die genannten Fasern sich zu verzweigen, indem sie sich teilen und Seitenäste abgeben, wobei die Ästchen zweiter Ordnung sich aufs Neue teilen. Auf diese Weise zerfällt die Nervenfaser in zahlreiche Fädchen, welche sich in verschiedenen Richtungen biegen und auf den mannigfaltigsten, mitunter äußerst komplizierten und verwickelten gewundenen Wegen verlaufen.

Ein Teil von ihnen bildet eine recht beträchtliche Anzahl verschieden langer und breiter Maschen, während andre in die Zwischenräume zwischen diesen Maschen eindringen und auf diese Weise einzelne von ihnen verbinden, wobei diese letzteren oft auch selbst ineinander übergreifen und sich miteinander verschlingen. Allein das allgemeine Bild wird noch dadurch komplizierter und verwickelter, daß in die übriggebliebenen im großen und ganzen noch recht breiten Zwischenräume sich eine neue Menge kleiner Maschen hineindrängt, infolgedessen die Lücken sich noch mehr verengen. Als Resultat entsteht ein Nervenendknäuelchen von der verschiedensten Größe, Form und Aussehen und von sehr verwickelter Konstitution in bezug auf den Verlauf derjenigen Fädchen, die ihn zusammensetzen und die bald parallel, bald quer, bald schräg in der beliebigen Achse des betreffenden Apparates verlaufen. Allein die Kompliziertheit und Dichte dieser letzteren wird nicht nur durch die Anwesenheit einer sehr großen Anzahl sich verschieden

windender Fädchen und Ästchen, sondern auch noch dadurch bedingt, daß diese letzteren gewöhnlich nicht glatt, sondern auf ihrer ganzen Länge mit deutlichen Verdickungen und Varikositäten besetzt sind.

Nur in äußerst seltenen Fällen haben wir es mit solchen Endapparaten zu tun, die nur eine hinzutretende Faser besitzen, in der Mehrzahl der Fälle dagegen gibt es mehrere (2—8 und sogar 12) solcher Fasern, sowohl markhaltiger als auch markloser. Diese Fasern treten ein und treten aus an den verschiedensten Punkten dieser Apparate, wobei ein Teil von ihnen nicht zur Bildung, sondern zur Verbindung einzelner dieser nervösen Apparate untereinander dient. Indem ich die Beschreibung der Bildung der Nervenknäuelchen beende, will ich bemerken, daß in denjenigen Fällen, in welchen solch ein Knäuelchen bloß durch eine Faser gebildet wird, man fast stets in der Umgebung die Anwesenheit auch noch andrer gleicher Apparate konstatieren kann, wobei es sich herausstellt, daß sie alle in solch einem Falle durch einzelne Ästchen, die durch wiederholte Teilung einer und derselben Nervenfaser entstanden sind, gebildet werden. Diese Endknäuelchen kommen in zwei Abarten vor: einfache und zusammengesetzte, wobei zu diesen letzteren solche gehören, in denen die sie bildenden Fasern der sie zusammensetzenden einzelnen Knäuel unmittelbar von andern solchen Knäueln abstammen, und bloß der erste in der Reihe dieser nervösen Knäuel wird durch eine Nervenfaser gebildet, die von diesem oder jenem Nervenstämmchen abgeht.

Was jetzt die Form der uneingekapselten nervösen Knäuelchen anbetrifft, so halte ich eine genauere Beschreibung für überflüssig und will bloß darauf hinweisen, daß die Form der sensiblen nervösen Endapparate von diesem Typus ebenso wie auch der aller andern Typen eine sehr mannigfaltige ist und teils von der Struktur des Endapparates selbst, teils aber von der Struktur und der Lokalisation der benachbarten, umgebenden Gewebselemente abhängt. Außerdem möchte ich im Vergleich zu den inkapsulierten nervösen Knäuelchen das mehr zerzauste allgemeine Aussehen der uneingekapselten Knäuelchen betonen. Dieser letztere Umstand paßt vollständig in den Rahmen der Erklärung, daß die inkapsulierten nervösen Knäuelchen gleichmäßigere und glattere Konturen infolge des zusammenhaltenden und etwas zusammendrückenden Einflußes der Kapsel haben. Die uneingekapselten nervösen Knäuelchen sind in den Fascien von Iwanow (142), im Epicard und Endocard von S. Michailow (65), in der Haut von A. Dogiel (12), in der Harnblasenwand von S. Michailow (65) beschrieben worden.

C. Netzförmige Endapparate (Fig. 7). Die Endapparate von diesem Typus werden durch die Endverzweigungen der Achsencylinder markhaltiger Nervenfasern gebildet. Diese letzteren behalten bald fast bis zu ihrem Übergang in den Endapparat ihre Markscheide, bald verlieren sie sie lange vor ihrer Endigung. Der Endapparat selbst wird so gebildet, daß der Achsencylinder an irgendeinem Punkte seines Verlaufes sich in zwei oder drei variköse Ästchen teilt, die sich wiederum auf die gleiche Weise teilen, und dieser Prozeß der Verästelung wiederholt sich viele Mal auf einem verhältnismäßig kleinen Oberflächenrayon. Im Resultat einer so reichlichen Verzweigung entsteht eine sehr große Anzahl feinster Nervenfädchen. Diese letzteren sind längs ihres ganzen Verlaufes mit varikösen Verdickungen von verschiedener Form, Aussehen und Größe besetzt. Alle Nervenfädchen verbinden sich untereinander mittels Anastomosen, infolgedessen ein wahres Netz entsteht (s. Fig. 7). Die Maschen dieses Netzes haben am häufigsten die Form verschiedener polygonaler Figuren, mitunter sind sie aber rund oder oval. Sie sind von recht verschiedener Größe und einzelne von ihnen können 2—3—4—5- und sogar 6mal größer sein als die andern. Mitunter finden sich an Stelle dieser oder jener Masche Anhäufungen von Nervensubstanz, die sich näher nicht bestimmen lassen, sich mit Methylenblau zart hellblau färben und an solchen Präparaten entweder vollständig homogen oder feinkörnig erscheinen.

Die beschriebenen nervösen Endapparate liegen gewöhnlich in einer Ebene und sind ihrem Gesamtaussehen nach riesenhaften Endscheiben, welche den Bau dichter Nervennetze besitzen, ähnlich. Mitunter aber, wenn diese netzförmigen Apparate große Dimensionen erreichen, können sie mit verschiedenen ihrer Teile in verschiedenen Ebenen liegen, infolgedessen natürlich auch das Gesamtaussehen solcher Apparate komplizierter wird.

Die netzförmigen Endapparate sind am häufigsten von unregelmäßiger Form und ihre Umrisse stellen verschiedene Kombinationen aller Typen geometrischer Linien dar: gebogener, gebrochener und gerader.

Die netzförmigen Endapparate kommen in zwei Abarten vor: als einfache und zusammengesetzte. Einfache nenne ich solche unter ihnen, die durch die Endverzweigungen des Achsencylinders einer markhaltigen oder marklosen Nervenfaser gebildet werden, während ich zu den zusammengesetzten solche Apparate von diesem Typus rechne, die aus mehreren netzförmigen Apparaten bestehen, von denen bloß der erste durch die Endverzweigungen des Achsencylinders, jeder

folgende aber durch die Verzweigungen derjenigen Nervenfädchen gebildet wird, die sich erst von dem vorhergehenden netzförmigen Apparat abzweigen (s. Fig. 7).

Außer solchen Fasern besitzen die netzförmigen nervösen Endapparate auch noch verbindende Fasern, mittels derer die Verbindung mancher einzelner sensibler nervöser Endapparate von diesem Typus untereinander vollzogen wird.

Der beschriebene Typus der nervösen Endapparate wurde zuerst von mir (65) im Endocard und den centralen sympathischen Ganglien gefunden und beschrieben.

D. Guirlandenförmige Endapparate (Fig. 3 u. 6). Mitunter kann man sehen, wie sich diese oder jene markhaltige Nervenfaser von einem Nervenstämmchen abzweigt, das zu dem allgemeinen Nervengeflecht des Herzbeutels gehört. Verfolgt man eine solche Faser längs ihres weiteren Verlaufes, so kann man sehen, wie sie an den den RANVIERschen Einschnürungen entsprechenden Stellen sich teilt und wie, wenn auch selten, an den genannten Stellen von ihr mitunter Collateralen abgehen. Ferner kann man mitunter sehen, wie die Nervenfaser ihre Myelinscheiden verliert und der entblößte Achsencylinder allmählich ein weniger glattes Aussehen bekommt, da stellenweise Verdickungen auftreten. Als mit so unebenen Konturen versehenen Nervenfaden zieht sich diese Faser noch über eine größere oder kleinere Strecke hin (s. Fig. 6) und bildet guirlandenförmige Apparate entweder erst am Ende oder auch längs ihrer Verlaufes. In diesem letzteren Falle (s. Fig. 6) zweigen sich von dem beschriebenen Nervenfaden ein, zwei oder mehrere Ästchen ab, welche später einen geschlängelten Verlauf haben. Sie teilen sich wiederholt di- und trichotomisch, infolgedessen ihre Zahl sich vermehrt; ihrer Zahl entsprechend bildet sich darauf die gleiche Anzahl guirlandenförmiger Apparate aus. Daraus folgt, daß die sensiblen Endapparate vom beschriebenen Typus stets gruppenweise liegen. An einer Stelle häufen sich manchesmal einige Dutzend solcher nervöser Endapparate an, am häufigsten aber bestehen die genannten Gruppen aus 8—20 solcher Apparate (s. Fig. 6). Jeder Endapparat von diesem Typus bildet sich aus dem oben genannten Nervenästchen auf die Weise, daß von letzterem längs seines ganzen Verlaufes und in sehr kleinen Abständen voneinander sich feinste Nervenfäserchen abzweigen; diese Fäserchen zweigen sich von allen Seiten des genannten Nervenästchens ab, ähnlich dem, wie die Blätter von verschiedenen Seiten eines Pflanzenstengels abgehen. Die eben erwähnten Fäserchen sind von verschiedener Länge, im großen und

ganzen sind sie aber alle recht kurz. Manche von ihnen teilen sich noch während dieses kurzen Verlaufes, so daß jedes jener Nervenästchen, auf denen sich die guirlandenförmigen Apparate also aufbauen, äußerst dicht mit den beschriebenen Fäserchen, wie mit Härchen besetzt erscheint. An voll und vollkommen gefärbten Präparaten kann man aber weder diese Endfäserchen, noch sogar das Grundnervenästchen selbst, während seines ganzen Verlaufes sehen. Und zwar deshalb, weil jedes der beschriebenen Fäserchen in Wirklichkeit mit einem oder zwei recht großen, zarten und schmucken Blättchen endet (s. Fig. 6). Diese letzteren häufen sich dadurch, daß die Endfäserchen sehr dicht gedrängt auf dem Grundnervenästchen des Apparates sitzen, so zusammen, daß sie einander mit ihren Rändern bedecken und dadurch auch natürlich all das verdecken, was hinter ihnen liegt. Nur in denjenigen Fällen, in welchen eine weniger vollständige und vollkommene Färbung dieser Nervenendapparate zustande kommt, und, wenn die genannten blattförmigen Anhänge nicht gefärbt erscheinen, nur dann ist es möglich die beschriebenen Details im Aufbau dieses Typus von sensiblen Apparaten festzustellen. Ich unterlasse vollständig die Beschreibung der Form, des Aussehens und der Größe der genannten Nervenendblättchen ebenso wie auch ein genaueres Eingehen auf die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen guirlandenförmigen Apparaten. In dieser letzteren Beziehung will ich bloß sagen, daß mitunter die Grundästchen untereinander anastomosieren oder sogar unmittelbar ineinander übergehen und dann eben kommt die am meisten typische Form der Guirlanden zustande. Weiter verlaufend zieht sich die Nervenfaser selbst noch über eine größere oder kleinere Strecke hin und geht am Ende ebenfalls in eine Gruppe dem beschriebenen analogen Endapparate von dem gleichen Typus über. Sie bestehen ebenfalls aus Grundästchen, Endfäserchen und blattförmigen Nervenanhängen. Genau so gebaut erscheinen auch diejenigen guirlandenförmigen Apparate, die oben erwähnt worden sind, und mit denen Nervenfasern enden, die längs ihres ganzen Verlaufs keine Endapparate von diesem Typus besitzen.

IV. Die Nerven des Epicardiums.

Auf den Präparaten des Epicardiums oder des visceralen Pericardialblattes, nach meiner Methode mit Methylenblau bearbeitet, kann man eine unendlich große Anzahl verschiedener Nervengestaltungen bemerken. Diese letzteren stellen alle drei Grundteile eines Neurons dar: die Nervenzelle, ihre Fortsätze — Nervenfasern — und

ihre Endapparate. In den Fällen, wo sich das Neuron lokal erweist, d. h. in der Herzwand liegt, kann man auf den angeführten Präparaten alle seine erwähnten zusammengesetzten Teile in ihrer wesentlichen natürlichen Verbindung beobachten, d. h. man kann dann dieses Neuron im Ganzen beobachten. In den Fällen aber, wo wir es mit den Endnervenapparaten zu tun haben, die die Faserendigungen in der Herzwand vorstellen, welche von außen in dieselbe treten, kann man natürlich kein volles Bild dieser Neuronen sehen, da sich ihre Nervenzellen irgendwo außerhalb des Herzens befinden: im centralen Nervensystem, in den spinalen und sympathischen Ganglien. Diese Fasern treten in die Herzwand, ebenso auch wie die den Herzbeutel innervierenden Fasern aus den Nervengeflechten, die kurz in der Einleitung beschrieben sind (siehe II. Kapitel). Verschiedener Herkunft folglich, bilden die Fasern im Epicard zahlreiche Nervengeflechte, von denen sie, sich weiter abzweigend, entweder das Epicard innervieren, oder in andre Herzwandschichten (Myocard und Endocard) dringen und zur Innervation der letzteren dienen.

1. Nervengeflechte des Epicards.

Spezielle Angaben über die uns im Moment interessierende Frage finden wir in den Arbeiten von Skworzow, Vignal, Jaques und A. Dogiel.

Skworzow (124) fand, die Innervation des Herzens und seiner Hüllen an Hund und Katze studierend, vorzugsweise bei Anwendung der Vergoldungsmethode nach Cohnheim, daß bei mikroskopischer Untersuchung des visceralen Pericardialblattes beträchtliche Nervenstämmchen, aus marklosen sympathischen Fasern bestehend, zu sehen sind. Ihre Lage ist gewöhnlich oberflächlich, aber es gibt auch tiefe, hart an den Herzmuskeln vorbeigehende Nervenstämme. Alle Nervenstämme der angeführten Herzschicht sind miteinander vermittels der Anastomosen in enger Verbindung. Sich allmählich verzweigend, verlaufen diese Bündel endlich, in einzelne dünne glänzende Fasern, die stellenweise längliche Kerne durchschneiden. Diese Fasern bilden, sich untereinander verbindend und teilend, ein zweites Nervennetz im der Epicard, welches schon nicht aus Nervenstämmchen, sondern aus einzelnen Nervenfasern besteht. So ein Fasernnetz ist wie an der Oberfläche des visceralen Pericardialblattes, so auch in seiner Tiefe zu sehen. Skworzow sagt weiter, daß er betreffs der Endigungen dieser, nach seiner Meinung, zweifellos sensiblen Nervenfasern nichts positives mitteilen kann, da er ähnliche Endigungen

nicht beobachten konnte. Diese Fasern bilden, nach SKWORZOW, noch dünner werdend, ein neues Endigungsnetz, welches, wie er meint, nahe dem Endapparat sein muß, wenn es nicht selbst solch ein Apparat ist.

VIGNAL (59) sagt vom Kaninchenherzen, daß zahlreiche, fast ausschließlich aus marklosen und nur einigen markhaltigen Fasern gebildete Nervenästchen, aus dem Herzgeflechte hervorgehend um die Basis der Lungennerven herum ein kompliziertes Geflecht mit stark zusammengedrückten, ausgezogenen Maschen bilden. Dieses Geflecht befindet sich zwischen den Muskelschichten der Herzohren und verbreitet sich in seltenen langgezogenen Maschen auf die ganze Oberfläche der Ohren und Vorhöfe. Die Nervenstämmchen, in denen markhaltige Fasern noch seltener als in den Stämmchen der Ohren und Vorhöfe zu finden sind, bilden besonders aus dem Teile der Vorhofgeflechte hervorgehend, der sich bei den Lungennerven befindet, ein rechtes und linkes Nervengeflecht, wobei alle diese drei Geflechte, im Grunde genommen eines in der Wirklichkeit bilden — Plexus cardiacus — oberflächlich auf den Kammern und tiefliegend auf den Ohren und Vorhöfen.

Ferner spricht sich JACQUES (25 und 5) in vielen seiner Arbeiten über die Frage der inneren Herznervengeflechte aus. Die Methoden von EHRLICH und GOLGI anwendend, verfolgte er auf Herzen vieler Säugetiere den Lauf der inneren Herznerven in allen Herzabteilungen. Die an der Oberfläche des Myocards durchgehenden Nervenstämmchen bilden ein subpericardiales Geflecht, das völlig unabhängig vom System der Nervengeflechte der Blutgefäße des Herzens ist.

Die einzelnen Äste dieses Geflechts gehen auf der Kammeroberfläche fast parallel zueinander, auf der Oberfläche aber der Herzohren und Vorhöfe verbinden sie sich zu einem unregelmäßigen Geflecht. Vom subpericardialen Geflecht gehen zweierlei Fasern aus: erstens dünne marklose Fasern in der Richtung zur Herzhülle, welche innerhalb derselben zwei Netze bilden — eines tiefer liegend mit schmalen und ein subendotheliales mit breiten, ausgedehnten Maschen; zweitens — Fasern, die zum Myocardium Richtung nehmen und besonders die äußeren Schichten des letzteren innervieren, wobei ihre Verteilung im Myocard der Vorhöfe und Kammern fast gleich ist. JACQUES gibt hierauf in der angegebenen Arbeit eine ausführliche Beschreibung der Lage der erwähnten Nervengeflechte im Myocard, die entsprechenden Data darüber werde ich weiter im Kapitel über die Nerven des Myocardiums mitteilen.

Endlich finden wir in den nach einander publizierten Arbeiten (12)

von A. DOGIEL auch Data über die uns interessierende Frage. Den feinen Bau der Herzganglien an Mensch, Hund, Katze und andern Säugetieren studierend, die Herzen mit Methylenblau bearbeitend, fand A. DOGIEL recht dicke, aus markhaltigen und marklosen Fasern bestehende Nervenstämmchen, welche sich auf ihrem Wege verzweigend und verflechtend, ein subpericardiales Geflecht bilden. Von diesem Geflecht zweigen sich verschiedene Ästchen ab, welche zwischen die Muskelbündel dringend, sich zu den verschiedenen Schichten der Herzwand begeben, wo sie die Muskelbündel umkreisend, von neuem Geflechte bilden. In einer anderen Arbeit sagt A. DOGIEL, daß man in den mit Methylenblau gefärbten Präparaten in der Tiefe der Pericardialschicht, fast unmittelbar über dem Myocardium eine große Anzahl verschiedener Nervenstämme sehen kann, deren Quantität in den Kammern bedeutend geringer als in den Vorhöfen ist. Diese Stämmchen bestehen fast ausschließlich aus marklosen Fasern, wobei die vorhandenen nur selten markhaltigen Fasern sich von den marklosen durch die sehr intensive Färbung der RANVIERschen Einschnürungen unterscheiden. Die markhaltigen Fasern teilen sich mitunter auf ihrem Wege, mitunter verlieren sie ihr Mark, so daß von den zahlreichen marklosen Fasern, aus denen das Nervenstämmchen besteht, nur einige auf der größeren oder kleineren Strecke ihres Weges ihren Charakter behalten und am Ende in markhaltige übergehen. Auf ihrem weiteren Wege geben die markhaltigen und marklosen Fasern Äste ab, welche sich teilend und untereinander verflechtend ein Geflecht bilden, das fast unmittelbar über dem Myocard liegt — subpericardiales Geflecht. Einige Fasern zweigen sich von den Stämmchen dieses Geflechts ab, teilen sich wiederholt und verlieren unweit der Oberfläche des Pericards ihr Mark, sensible Endapparate bildend.

Aus welchem Abteil des Herzens (Vorhof, Herzohr, Kammer) ebenso auch aus welchem Teile des gegebenen Abteils man nach meiner Methode ein Flächenpräparat bereitet, immer bekommt man ein äußerst verwickeltes Bild der inneren Herznervengeflechte, welche aus einer zahllosen Menge wie einzelner Nervenfasern, so auch ganzer Stämmchen verschiedener Größe bestehen. Wie die einen so teilen sich auch die andern in ihrem ganzen Laufe, verwickeln sich miteinander und machen damit das Allgemeinbild des Präparates noch komplizierter.

Hier sehen wir variköse, marklose und markhaltige Nervenfasern, wie auch solche, welche auf einer Strecke den Charakter der marklosen

Faser behalten, weiter in den Achsencylinder der Nervenfaser mit all ihren bekannten Eigentümlichkeiten übergehen. Verfolgt man solch eine Faser weiter auf ihrem gewundenen Wege, so kann man mitunter konstatieren, daß dieselbe eine größere oder kürzere Strecke durchlaufend, von neuem ihr Mark verliert, und daß solche Übergänge aus einer Nervenfaserart in die andre mehrmalig (natürlich nicht immer) zu bemerken sind.

Unter den Stämmchen, die die Herznervengeflechte zusammensetzen, machen sich allererst die umfangreichen, aus einigen Hunderten Nervenfasern bestehenden Nervenstämme bemerkbar, welche in verschiedenen Richtungen von den Mündungs- und Ursprungsorten der großen Blutgefäße bis ganz an die Herzspitze gehen. Diese Nervenstämmchen liegen in den meisten Fällen in der Grenzfläche zwischen dem Myocardium und dem visceralen Pericardialblatte, obgleich sie mitunter auch in ihrer Lage nach der einen oder andern Seite ablenken. Sie durchschneiden und anastomosieren untereinander. Infolgedessen werden Maschen von verschiedener Form und Größe gebildet, welche, in ein Ganzes verbunden, das Grundinnenherznervengeflecht zusammensetzen.

Von verschiedenen Stämmen dieses Geflechts und an verschiedenen Stellen ihres Verlaufes zweigen sich wie eine große Zahl von Nervenfasern so auch feinere Stämmchen ab. Diese letzteren, wenn auch, wie die Stämme des Grundgeflechtes, aus zwei verschiedenenartigen Nervenfasern bestehend, besitzen etliche Eigenheiten in dieser Richtung. Diese Eigentümlichkeiten kommen darauf hinaus, daß im Bestand der einen dieser Stämmchen markhaltige Fasern vorherrschen, während die andern hauptsächlich aus marklosen Nervenfasern bestehen. Von den Stämmen des Grundgeflechts aus richten sich die ersteren in die obenliegende Schicht des visceralen Pericardialblattes. Hier gehen sie nach den verschiedensten Richtungen und mitunter auf sehr komplizierten Wegen. Auf ihrem ganzen Verlaufe teilen sich diese Stämmchen dichotomisch; mitunter geben sie Seitenäste ab, welche im weiteren Verlauf sich wiederholt teilen können, untereinander anastomosieren, sich verflechten und ein dichtes Geflecht bilden. Einzelne Maschen dieses Geflechts, welche verschiedene polygonale Figuren vorstellen, erscheinen bedeutend schmäler und kürzer als die Maschen des Grundgeflechts. Da dieses Geflecht sich nur in den verschiedenen Flächen des Pericardiums verteilt, kann es vollständig richtig als pericardiales Nervengeflecht bezeichnet werden.

Was die vorzugsweise aus marklosen Nervenfasern bestehenden

Nervenstämmchen anbetrifft, so begeben sie sich aus den Stämmen des Grundgeflechts unter allen möglichen Winkeln kommend und folglich auch nach allen Richtungen gehend in die auf den Flächenpräparaten unten liegenden Schichten des Myocards.

Allein fast auf allen Flächenpräparaten, ganz abgesehen von denen, auf welchen man die vollste Färbung der Nervenelemente bekommt, sind außer den eben beschriebenen, im allgemeinen recht groben, umfangreichen Nervengeflechten äußerst feine, zahlreiche Nervenfasern und Fädchen vorhanden. Sie bilden wie im visceralen Pericardialblatte, so auch im Myocardium im Verlauf sehr dichte und komplizierte Nervenbildungen.

Aus Nervenstämmen des eigentlich pericardialen- und Grundnervengeflechts entsprungen, durchdringen diese Fasern die ganze Dicke des visceralen Pericardialblattes. Sie liegen in allen Abteilen des Herzens wie in den unmittelbar unter der Epithelschicht liegenden Flächen, die die äußere Oberfläche der Herzwand belegt, so auch in den fast hart unter dem Myocardium liegenden Flächen und in den Zwischenflächen zwischen diesen zwei äußersten Lagen. Auf der ganzen Strecke ihres mitunter sehr langen Weges verändern diese Nervenfasern und Fädchen ihren Lauf nach allen möglichen Richtungen, anastomosieren untereinander, teilen sich oft in verschiedenen Stellen di- und trichomatisch, wobei die aus solch einer Teilung entstandenen Ästchen sich von neuem wiederholt teilen. Auf so eine Weise verzweigt und miteinander verflochten bilden sie das pericardiale Endnervengeflecht, welches nach der Architektonik sehr dicht und fein erscheint.

Was die entsprechenden Nervenbildungen des Myocardiums anbetrifft, so werde ich hier bei ihrer Beschreibung mich nicht aufhalten, werde es aber bei der Beschreibung der Nerven des Myocards in einem besonderen Kapitel tun. (Siehe Kap. V.)

2. Topographie der Herzganglien.

Wie schon oben gesagt war, haben viele von den durchgehenden Fasern im Bestande der eben beschriebenen Nervengeflechte einen lokalen Ursprung, Fortsätze der Nervenzellen, die in der Herzwand liegen.

Die Frage über die topographische Verteilung dieser Zellen in der Herzwand beschäftigte im Laufe der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts eine große Anzahl von Forschern und in der letzten Zeit hat dieselbe von neuem die Aufmerksamkeit einiger Ärzte (Waledinsky,

Eiger) auf sich gerichtet, die speziell dieser Frage ihre Dissertationen widmeten.

Bei der Darlegung dieser Frage muß zu allererst auf die schon früher erwähnte Arbeit von Remak (45) hingewiesen werden, in welcher er zuerst auf das Vorhandensein solcher Ganglien im Herzen hinweist. Auf der Figur der ersten seiner Arbeit beigelegten Tafel ist das Herz eines Kalbes mit einem Teil der inneren Herznerven abgebildet, um deutlich die Anwesenheit der kleinen Ganglien bei diesen Nerven zu zeigen. Der größte Teil der Ganglien befindet sich im Verlaufe der Herznerven im Muskelgewebe des Herzens. Solch ein Ganglion (aus der Muskelwand des rechten Herzohres desselben Herzen) stellt 20mal vergrößert Fig. 2 seiner Tafel vor, wobei schon die Ganglienzellen zu sehen sind. An einer Hälfte dieses doppelten Ganglions (*M*) ist deutlich zu sehen, daß sechs ausgehende Seitennervenstämmchen (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*) zusammen der Masse nach viel größer sind als die in dieses Ganglion dringende Faser (*MH*), welche aus dem Hauptnervenstamm (*PP*) ausgeht. Diese Verdickung, fährt er fort, kommt, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, auf Rechnung der im Ganglion anwachsenden grauen Fasern.

Nach 5 Jahren bestätigte Robert Lee (36) die Entdeckung von Remak, indem er zwei Abhandlungen über die inneren Herznerven veröffentlichte. Er beschrieb die inneren Herznerven und die sich bei ihnen in großer Anzahl befindenden Ganglien des Rind-, Kalb- und stark hypotrophischen Herzens des erwachsenen Menschen.

Allein bald nach dem Erscheinen der Arbeit von Lee untersuchte Cloetta (9) mikroskopisch Lees Ganglien, fand in ihnen aber gar keine Nervenzellen und sprach als seine persönliche Meinung aus, welche, wie wir unten sehen werden, auch von andern späteren Autoren unterstützt wurde, daß die zahlreichen von Robert Lee beschriebenen Ganglien keine Ganglien, sondern etwas plattgedrückte Anschwellungen der bindegewebigen Hülle der Nervenstämmchen seien, welche diese Hülle an den Stellen erleidet, wo die Nervenstämme durch die Blutgefäße quer hindurchtreten.

Der Beginn der neuen Periode der Lehre über den Bau des inneren Herznervensystems, nämlich die Entdeckung Remaks, wurde von Kölliker schon in der ersten Ausgabe (28) seines klassischen Handbuches über die mikroskopische Anatomie bestätigt, in welchem er behauptet, daß die von Remak beschriebenen, an den Herznervenstämmchen des Kalbes sich befindenden Ganglien auch bei Menschen und andern Säugetieren vorkommen. Auf diese Weise war nach kurzem Streit

die Anwesenheit der zu einem Haufen versammelten und neben den Nervenstämmchen im Herzen der Säugetiere und der Menschen gelagerten Nervenzellen festgestellt und es entstand jetzt die Frage über ihre Anwesenheit in den verschiedenen gesonderten Teilen des Herzens und über ihre topographische Verteilung in jedem dieser Teile. Jedoch wollen wir noch darauf hinweisen, daß z. B. Schweigger-Seidel (53) im Gegensatz zu Remak in der Herzmuskulatur keine Ganglien fand.

Im folgenden Jahre veröffentlichte Schklarewsky (50), welcher die Innervation des Herzens vieler Säugetiere und Vögel untersuchte, seine Arbeit über die Lage der Herzganglien bei den genannten Tieren. Nach diesem Autor sind die großen Herzganglien der Säugetiere und Vögel durch Nervenstämmchen zu Ketten vereinigt, welche in Form zweier geschlossener Ringe auftreten: während die eine fast im rechten Winkel zur Herzbasis der Außenseite der Vorhofsscheidewand entspricht, zieht sich die andere im rechten Winkel zur ersten längs der Atrioventrikulargrenze hin. Diese beiden anastomosierenden Ringe durchkreuzen sich vorn und hinten in einer Fläche, welche der Kammerscheidewand entspricht.

Die Ganglien liegen größtenteils ziemlich oberflächlich unter dem visceralen Pericardialblatte. Aus den Ganglienringen treten von beiden Seiten in die Muskulatur der Vorhöfe und Kammern in Form von Ösen dünne Ästchen, welche kleine Ganglien und einzeln liegende Nervenzellen enthalten. Die bedeutendsten dieser Ästchen laufen vorn und hinten längs der Kammerwand herab, wobei es unentschieden blieb, ob sie sich wieder zu einem Ringe an der Kammerspitze verbinden oder nicht. Bei Vögeln fand Schklarewsky das größte Herzganglion am Durchkreuzungsort der beiden oben genannten Ganglienringe, während im Herzen von Säugetieren, die beiden bedeutendsten Ganglien höher, neben der Einmündung der V. cava sup. liegen, am Durchkreuzungsorte von Schklarewskys Ganglienringen aber hier keine Ganglien gefunden worden sind.

Skworzow (124) sah ebenso wie Schweigger-Seidel niemals irgendwelche Nervenzellen in der Dicke des Herzmuskels von Kälbern, Katzen, Hunden und Kaninchen. Dieser Autor beobachtete zum erstenmal einen Nervenknoten im Herzen von Säugetieren im Jahre 1868, als er das Herz eines jungen Hundes nach der Querfurche durchschnitt; dabei bemerkte er in dem Winkel zwischen dem Ursprung der Aorta und einer der Coronararterien am Rande der Kammerscheidewand eine kleine netzförmige bei Druck elastische Bildung, welche bei der

mikroskopischen Untersuchung sich als Nervenknoten, bestehend aus einer großen Zahl von Nervenzellen und Fasern, erwies; die Zellen lagen der Reihe nach entweder zwischen den Nervenfasern oder bildeten seitlich von den Nerven kleine Häufchen. Die Untersuchungen am Hundeherzen brachten SKWORZOW zur Überzeugung, daß das in den Herzfurchen liegende Fett die Unterlage für verschiedene Nervengebilde abgibt und daß man fast in jedem Stückchen desselben, das man zur Untersuchung entnimmt, sowohl Nervenzellen als auch Nervenfasern finden könne. Außerdem findet man nach SKWORZOW im Hundeherzen beständig einen großen Knoten oder einen Haufen kleinerer Knoten in der Vorhofsscheidewand. Nach der Beschreibung des erwähnten Autors sieht man hier an diesem Scheidewandrande, der den Ursprungsstätten der Arterien zugewandt ist, mit bloßem Auge eine blasse beim Betasten elastische dreieckige mit Fett angefüllte Stelle, welche eine große Anzahl von Nervenknötchen enthält. Dasselbe ist bei der Katze gefunden worden. Außerdem fand der Autor bei der Katze wie beim Kaninchen an den Rändern der Vorhofsscheidenwand besonders viel Nervenzellen in Haufen angeordnet oder zerstreut. Ferner fand er eine große Anzahl von Zellen im Gewebe, welches den Ursprung der großen Gefäße umgibt, ebenso auf der Oberfläche des Herzens insbesondere des linken Vorhofs.

IWANOWSKY (24) fand beim Menschen Nervenzellen ausschließlich in der Vorhofsscheidewand. Er sagt, daß man beständig einige Ganglien finden kann, wenn man die Fettschicht, welche den prismatischen durch Auseinandergehen der Muskelbündel des rechten und linken Vorhofs gebildeten Raum ausfüllt, und welche gleich über dem die Fossa ovalis umgebenden Muskelring liegt, untersucht. Ebenso befindet sich ein, den Dimensionen nach kleinerer prismatischer Raum, auch im unteren Teile der Vorhofsscheidewand über den Berührungsstellen derselben atrioventrikulären Furche. Der beschriebene Raum stellt im Längendurchschnitt ein Dreieck vor, dessen Spitze in der Fossa ovalis liegt; die Seiten dieses Dreiecks sind, wie gesagt, von den auseinandergehenden Muskelbündeln des rechten und linken Vorhofs gebildet, die Grundlinie aber ist nach oben gerichtet und vom Pericard, welches von oben die Vorhöfe bedeckt, gebildet.

Ferner sind in der Arbeit des folgenden Jahres von JOH. DOGIEL (13) Angaben vorhanden über die Frage der Topographie der inneren Herznervencentra, aus denen zu ersehen ist, daß es im Herzen Menschen des an der Mündungsstelle der Hohlvenen, an der Grenze

zwischen den Vorhöfen und Kammern, im oberen Drittel der letzteren, auf den Vorhöfen und ihrer Scheidewand, sowie auch an den Ohren Nervenknoten und einzelne Nervenzellen gibt, welche bei Bearbeitung mit $^1/_2$—1%iger Essigsäurelösung oder 1%iger Lösung von Osmiumsäure mit bloßem Auge und unter dem Mikroskop bei Anwendung verschiedener Untersuchungsmethoden beobachtet werden können.

Joh. Dogiel fand gleich Schweigger-Seidel keine Ganglien in der Muskulatur des Herzens. Klug (27) fand in den Kammerwänden markhaltige und marklose Fasern, konnte aber niemals Ganglienzellen entdecken. Zu denselben Resultaten kam auch Koplewsky (29), welcher außerdem völlig die Beobachtungen von Iwanowsky bestätigt, von denen schon früher geredet wurde.

Im gleichen Jahre wie die Arbeiten von Klug und Koplewsky wurde auch die große Arbeit von Vignal (59) über den Ganglienapparat des Herzens der Wirbeltiere, bearbeitet mit Osmiumsäure, Chlorgold und derartigen, jetzt veralteten Methoden, veröffentlicht. Vignal sagt ebenso, wie vor ihm Cloetta, daß R. Lee einfache Anschwellungen der bindegewebigen Hülle der Nerven an den Punkten, wo sie über oder unter den Herzblutgefäßen durchziehen, als Ganglien ansprach. Auch bemerkt Vignal, daß, obgleich Remak Ganglien auf der Vorhofsscheidewand des Kalbes beschrieb, er beim Kaninchen hier nur zahlreiche Nervenfasern sah, aber niemals Ganglien antraf. Nach Vignal sind Nervenganglien, jedes aus einigen Zellen bestehend, auf den Ästen bemerkbar, welche Geflechte auf den Herzohren und Vorhöfen bilden, besonders aber auf denen von ihnen, welche in der Nähe der Lungenvenen verlaufen. Außerdem gibt es andre Ganglien, die sich von den ersteren durch den Bau ihrer Zellen unterscheiden, unter den Coronararterien und -venen, also hart an der Herzkammerbasis. Diese Ganglien bestehen stets aus einer kleineren Anzahl von Zellen im Vergleich mit den Ganglien der Vorhöfe und Herzohren und befinden sich unter dem visceralen Pericardialblatte. Beim Hunde, der Katze, dem Schafe und Meerschweinchen unterscheidet sich die Lage des Nervenganglienapparats wenig von der beschriebenen Lage dieses Apparats beim Kaninchen. Beim Affen und Menschen findet man einige kleine Ganglien zwischen den Ästen des Geflechtes, welches in der Schicht der Herzohren liegt. In den tiefen Teilen der Vorhöfe, liegen zwischen den Muskelfasern große Ganglien, welche auch im oberen Drittel der Kammer vorhanden sind. Die gleichen Angaben, welche wir bei

Iwanowsky finden, finden wir auch bei Winogradow (62)[1]. Nach diesem Autor erscheint das Gebiet der Nervenknoten außen am Herzens in Form eines gelben Streifens, welcher bis zur hinteren Querfurche, über die obere und hintere Seite des Herzens, an der Grenze zwischen den Vorhöfen, links von der oberen leeren Vene hinzieht. In diesem Gebiet liegen die Nervenknoten in Form von sehr kleinen weißlichen Punkten im Fettgewebe zerstreut, bald gleich unter dem Pericard, bald tiefer und zuweilen sogar zwischen den Muskelbündeln der Vorhofsscheidewand.

Nach Aronson finden sich im Kaninchenherzen zugleich sympathische Zellen auf den Vorhöfen und ihrer Scheidewand, und Ganglien, die aus Zellen bestehen, welche einem andern vorderen System angehören, auf den Kammern, ihrer Scheidewand und der Atrioventriculargrenze. Eisenlohr (14) konstatiert die Anwesenheit von nervösen Ganglien auf der Grenze zwischen den Vorhöfen und Kammern, bestreitet aber die Existenz derselben in den Kammerwänden gleich einigen schon erwähnten Autoren.

A. Kazem-Beck (26) konstatierte beim Schaf, Kalb, Hunde, Ferkel und andern Säugetieren die Anwesenheit von Nervenzellen auf der Oberfläche der linken Kammer in recht großer Entfernung von ihrer Basis. Zum Beispiel fand er im Herzen des Kalbes, welches 75 mm lang von der Basis bis zur Spitze war, ganze Ganglien und einzelne Ganglienzellen, welche längs der vorderen Längsfurche auf einer Strecke von 25—35 mm , und längs der hinteren Längsfurche auf einer Strecke von 20—25—50 mm entfernt von der Kammerbasis lagen. Nach A. Kazem-Beck befindet sich die größte Anzahl von Nervenzellen bei allen von ihm untersuchten Säugetieren auf der Herzoberfläche des Ferkels, ferner des Schafes, Kalbes und am wenigsten des Hundes. S. Arnstein (2) konstatierte im Gegensatz zu Vignal auf den Präparaten seines Schülers N. Lawdowsky die Anwesenheit eines kleinen aus vier Zellen bestehenden Ganglions in der Vorhofsscheidewand des Kaninchens. Im selben Jahre bestritt Ott (41) die Existenz von Ganglien in der Kammerwand. Dieser Autor untersuchte das Herz eines 5 Monate

[1] In der weiteren Auslegung werde ich nicht mehr die Angaben einer großen Zahl von russischen Autoren (Wetwinsky, Kusnezow, Stomma, Kazowsky, Korosebritz, Natanson, Butizkin, Schmidt, Rumjanzew u. a.) über die Frage über die Topographie der Herzganglien anführen, da sie alle beim Auffinden derselben sich nach den Angaben von Iwanowsky und Winogradow richteten und sich nicht speziell mit dieser Frage beschäftigten, sondern mit den pathologischen Umwandlungen in den Herzganglien bei verschiedenen Erkrankungen.

alten menschlichen Embryos und das Herz eines erwachsenen Menschen, welche in Alkohol fixiert und nachher mit Hilfe des Mikrotoms in eine Schnittserie zerlegt wurden. Nervenzellen trifft man, nach Ott zuerst in der Atrioventricularfurche an, wo es besonders viele auf der Höhe der halbmondförmigen Klappen der Aorta und der Lungenarteriae gibt. Von hier aus in der Richtung nach oben vergrößert sich die Zahl der Zellen und am meisten findet man sie im rechten Vorhof. Sehr viel Nervenzellen sind, nach Ott, in die Vorhofsscheidewand verlegt. Fast beständig liegen die Herznervenzellen im subpericardialen Bindegewebe, aber zuweilen, allerdings nur selten, gelang es Ott dieselben auch in der Dicke der Muskulatur anzutreffen.

Joh. Dogiel (13) bearbeitete die Herzen verschiedener Tiere (Kaninchen, Hund, Katze, Mensch) mit Osmiumsäure, Essigsäure und Picrokarmin und fand, daß der größte Teil der Ganglien an der Mündungsstelle der großen Venen liegt, an der Stelle, wo die Nervi Cardiaci ins Herz dringen und an der Grenze der Vorhöfe und Kammern. Mit den Ästen der Herznerven verflochten, aber sich nicht mit denselben verbunden, dringen diese Ganglien niemals in die tiefen Schichten der Herzmuskulatur, sondern verteilen sich immer auf der Oberfläche des Herzens.

Mit der Aufklärung der Frage über die Bedeutung der Herzmuskulatur und Herzganglien für die Tätigkeit des Herzens beschäftigt, stellen Krehl und Romberg (31) schon am Anfang ihrer gemeinsamen Arbeit ihre ungenügende Kenntnis dieser Frage fest. Sie behaupten, daß sie in der Literatur keine Angaben über die Lage der Herzganglien beim Kaninchen (das Objekt ihrer Untersuchung) finden konnten, während, wie wir sahen, bis zur Zeit des Erscheinens der Arbeit von Krehl und Romberg (im Jahre 1892), die größte Zahl der mit der Aufklärung der Topographie der Herzganglien bei den Säugetieren beschäftigten Forscher in dieser Richtung vorzugsweise das Herz des Kaninchens untersuchten [Ranvier (43), Vignal (59), Aronson (3), Arnstein und Lawdowsky (35), Joh. Dogiel (13)].

Nach Krehl und Romberg (31) befinden sich die Ganglien nur in einem beschränkten Gebiet der Vorhofswand des Kaninchens. Dieses Gebiet wollen sie als Ganglienfeld bezeichnen. Dieses Ganglienfeld verbreitet sich rechts bis zur Mündung der oberen und unteren Hohlvenen im Herzen, links bis zur Mündung der linken Lungenvenen, vorn bis zur Stelle, wo das Pericard über den Sinus transversus cordis geht, hinten fast bis zur Atrioventricularfurche. Im ganzen Herzen liegen die Ganglien im lockeren Binde-

gewebe des Pericards. Keine Ganglien gibt es in den Kammern, abgesehen von einzelnen Zellen am oberen Rande des Conus arteriosus, besonders aber frei von Ganglien ist die Kammerscheidewand und folglich auch die Stelle, wo KRONECKER und SCHMEY das Koordinationscentrum suchten. Gar keine Ganglien besitzen auch die Teile der Vorhöfe, welche außerhalb der Umbiegungsstelle des Pericards liegen, welche sich rechts von der Mündung der oberen und unteren Hohlvenen und links von der Mündung der linken Lungenvenen befindet. KREHL und ROMBERG bestreiten die Existenz von Ganglien auf den Herzohren. BERKLEY (5) sagt in der schon bekannten Arbeit, daß er einzelne Zellen fast überall im Muskelgewebe der Kammern, wie auf der Oberfläche derselben so auch in tieferen Schichten zerstreut fand. Es gelang ihm einst drei Ganglienzellen in einer Entfernung von nicht mehr als 200 mm von der Spitze der linken Kammer zu finden. Eine dieser Zellen ist auf der Fig. 6 seiner Arbeit abgebildet. Im selben Jahre erschien eine interessante Arbeit von W. HIS jun. (23), in welcher er auf Grund seiner Forschungen im Embryoherzen zur Schlußfolgerung kam, daß die Ganglien des Herzens durch Wanderung der spinalen und sympathischen Ganglienzellen zum Herzen entstehen, wobei die Richtung oder richtiger der Weg dieser Fortbewegung völlig bestimmt ist. Die Fortbewegung der Zellen vollzieht sich nämlich entlang den Venen oder Arterien des Herzens. Den ersten Weg, d. h. die Fortbewegung entlang den Venen, verfolgen die Herzganglienzellen der niederen Wirbeltiere (Fische), der zweite Weg, die Fortbewegung entlang den Arterien ist den Vögeln und Säugetieren eigen. Auf diesen Wegen stoßen die Ganglienнervenzellen auf Hindernisse, wo sich dann größere oder kleinere Anhäufungen, d. h. Ganglien bilden. Als solche Hindernisse erscheinen die Atrioventricularfurchen, an welchen sich einige Ganglien bilden; von hier aus verbreiten sich die Nervenstämmchen auf die Kammern, indem sie die Coronargefäße begleiten; dann erscheint als solch ein Hindernis auch die Teilung der Aorta und die Umbiegungsstelle des Pericards.

In einer ganzen Reihe seiner Arbeiten im Laufe der folgenden 4 Jahre berührt P. JACQUES (25) auch die Frage über die topographische Verteilung der Ganglienzellen des Herzens. Nach JACQUES findet man entlang dem Verlaufe der in der Furche zwischen den Vorhöfen und Kammern befindlichen Nervenstämmchen, in der Interauricularfurche auf den Vorhöfen, Herzohren und im oberen Drittel der Kammern, mitunter auch niedriger bis auf $^1/_2$ und sogar $^2/_3$ der Kammern verbreitet in der Nähe der vorderen, zwischen den Kammern durch-

gehenden Furche Ganglien und einzelne Ganglienzellen. Außerdem beobachtete der genannte Autor Nervenzellen in der Vorhofswand und Vorhofsscheidewand, obgleich er nicht vollständig von ihrer nervösen Natur überzeugt blieb.

Zu der gleichen Zeit wurde die schöne, reichhaltige, nun auch schon stark veraltete Monographie von Joh. Dogiel (13) veröffentlicht, in welcher er ebenfalls sich bei den Nervenzellenelementen des Hundeherzens aufhält. Er sagt, daß auf der äußeren Oberfläche des Hundeherzens, in der Nähe der Mündung der aufsteigenden Hohlvene von den Vorhöfen ein Nervenbündel auf die Kammer herunterzieht; auf diesem Übergange des genannten Nervenbündels sind zerstreute Nervenknötchen bemerkbar, vorzugsweise an der Mündung der aufsteigenden Hohlvene und auf der Grenze der Vorhöfe und Kammern. Ferner trifft man Herznervenknoten an der absteigenden Vene und der Oberfläche des rechten Herzohres an. Dann gibt es auf der Strecke vom Ursprung der Aorta bis zur Lungenvene eine neue Gruppe von Herznervenknoten. Alle diese Nervenknoten des Hundeherzens liegen hauptsächlich in Form eines Ringes neben den großen Blutgefäßen an der Grenze zwischen den Vorhöfen und Kammern, ebenso auch unterhalb dieser Grenze — auf den Kammern. Diese Knoten liegen oberflächlich unter dem Epithel des Epicards zwischen dem Fettgewebe und den Muskeln. Was das Katzenherz anbetrifft, so erscheint, nach Joh. Dogiel, die Verteilung der Nervenknoten bei der Katze ähnlich dem, was betreffs des Hundes gesagt wurde. In einer Arbeit desselben Jahres, erwähnt A. Smirnow (56) kurz die Ganglienzellen der Vorhöfe und Kammern in Verbindung mit der Frage über die Endigung der in das Ganglion tretenden Nerven an diesen Zellen, aber davon wird später die Rede sein.

Der Meinung, daß die Herzganglien der Säugetiere auf den Vorhöfen und dem oberen Teile der Kammern liegen, schließt sich auch V. Schmidt an (60). Außerdem sind nach diesem Autor in der Dicke des Myocardiums der Kammern Nervenzellen in kleiner Anzahl schon im oberen Drittel der Kammern gelegen an der Spitze in noch geringerer Zahl. Nach V. Schmidt befinden sich die Ganglienzellen des Herzens entlang den motorischen Fasern.

Gleich Joh. Dogiel fand auch Weinrich (63), daß die Herzganglien am Fuße der Hohlvenen (V. cav. ascendens) und an der Grenze der Vorhöfe und Kammern liegen. Aber dieser Autor fand beim Menschen, der Maus und dem Maulwurfe einzelne Nerven-

zellen und Ganglien auch noch im Gebiete der Kammern und Vorhofscheidewand.

Im selben Jahre gab HUBER (61) in seinen Untersuchungen des sympathischen Nervensystems an, daß er das Katzenherz mit Methylenblau und einer ergänzenden Färbung von Boraxkarmin färbte und kleine Ganglien fand, welche in der Herzohrenwand lagen und von welchen Bündel von markhaltigen Fasern zum im Myocard liegenden Geflechte gehen.

Die Herzen verschiedener Säugetiere (Mensch, Hund, Katze, Schaf, Kalb und andre) mit Methylenblau bearbeitend, fand A. DOGIEL (12), daß längs den Ästen des schon früher von uns beschriebenen subpericardialen Geflechts der Vorhöfe Gruppen von Gangliennervenzellen liegen. Neben diesen Gruppen trifft man in den Vorhöfen und an der Kammerbasis beständig noch einzelne Zellen an, welche sich entweder fest den Stämmchen anlegen oder in ihrer Mitte liegen. Diese Zellen befinden sich nicht nur längs den Stämmchen des subpericardialen Geflechts, sondern auch längs der Nervenstämmchen der Geflechte des Pericards, welche näher zur Peripherie und sogar, obgleich seltener, in den Nervengeflechten des Myocards liegen.

Während sich im subpericardialen Geflecht der Kammern selten kleine Zellengruppen befinden, trifft man einzelne Zellen nur neben der Atrioventricularfurche an. Außerdem macht der Autor eine besondere Bemerkung darüber, daß im subpericardialen Vorhofsgeflecht des Kindes sich eine solche Menge von Ganglien und einzelner Zellen befindet, daß dieses Geflecht als ein fortlaufendes Ganglion betrachtet werden kann. Zur selben Zeit wurde auch die Arbeit von S. SCHWARTZ über die Lage der Ganglienzellen im Herzen der Säugetiere veröffentlicht. Das Objekt der Untersuchungen des angeführten Autors war das Herz der Ratte, gefärbt mit Thionin. Auf Grund seiner Untersuchungen kann S. SCHWARTZ (52) zur Schlußfolgerung, daß die Ganglienzellen im Rattenherzen sich nur auf einer beschränkten Fläche der hinteren Vorhofswand, links von der Vorhofsscheidewand befinden. Das Gebiet, wo die Ganglienzellen liegen, ist von den hinteren Enden der Herzohren begrenzt und unten vom Sulcus coronarius transversus, in welchem die untersten Ganglien liegen.

Es kommen wie einzelne Zellen so auch ganze Ganglien vor. Alle liegen sie unter dem visceralen Pericardialblatt zwischen diesem und dem Myocard.

Außer den Ganglienzellen existieren, nach S. SCHWARTZ, auf der Oberfläche des Herzens eine große, aber veränderliche Zahl von Zellen,

welche die Gefäße und Nerven begleiten. Diese Zellen, welche der angeführte Autor als »granulierte Herzzellen« bezeichnete und welche er mit den »Mastzellen« EHRLICHS vergleicht, sind im ganzen kleiner als die Ganglienzellen, färben sich dunkler und haben keine Scheide. Der Autor meint, daß in allen früheren Untersuchungen diese »granulierten Herzzellen« mit den Ganglienzellen durcheinander gemischt waren, was besonders leicht bei der Anwendung der Methode GOLGIS ist und was die Angaben verschiedener Autoren über die Anwesenheit von Ganglienzellen in und auf den Kammerwänden verständlich macht. Es scheint mir wahrscheinlich, setzt der Autor hinzu, daß die sogenannten Ganglienzellen, welche JACQUES auf der Oberfläche der Kammern beschrieb, völlig diesen »granulierten Herzzellen« entsprechen. Im dritten Bande seines Handbuches der Ausgabe 1899 weist KÖLLIKER (28) im Gegensatz zur Meinung von S. SCHWARTZ und überhaupt gegen die Bestätigung verschiedener Autoren (HIS jun., OTT, EISENLOHR u. a.), die auf der Abwesenheit der Ganglienzellen in der Kammerwand bestehen, darauf hin, daß Ganglienzellen auch bei den subpericardialen Nerven der Kammerbasis und sogar im Myocard vorhanden sind.

Im selben Jahre legt FERNAND EDMOND NOC (40) als Inauguraldissertation der Medizin seine Untersuchungen über die Nervenganglien des Hundeherzens vor, welche als Untersuchungsresultat einer mit Thionin gefärbten Schnittserie erscheinen.

NOC kam zur Schlußfolgerung, daß die Ganglien meist im Subpericardialgewebe liegen und niemals — zwischen den Muskeln. Betreffs ihrer topographischen Verteilung, sagt der Autor, daß sie sich in der antrioventricularen Furche befinden, in der Furche zwischen den Vorhöfen und im oberen Teil der Furche zwischen den Kammern. Außerdem gibt es Ganglien auf der Höhe der Mündungsstelle der Hohlvenen und unterhalb der Basis der Lungenvenen. Im Myocard fand der Autor weder einzelne noch zu Häufchen zusammengefügte Nervenzellen.

KULESCH (32) sagt in seiner Arbeit über die intracardialen Nervenknoten, daß er diese letzteren am leichtesten, in großer Anzahl und von den größten Dimensionen im hinteren Teile der Vorhofscheidewand des Menschenherzens fand. A. SMIRNOW bemerkt, daß bei einigen Säugetieren (Kaninchen, Hase, Wolf, Hund, Katze, Mensch u. a.) sich Nervenzellen finden, welche entlang dem Verlaufe der Nervenstämmchen, und zwar derjenigen des Kammerpericards, aber teilweise auch der im Bindegewebe zwischen den äußeren Schichten des Kammermyocards verlaufenden Nervenstämmchen liegen. Gewöhnlich bilden

die Zellen Ganglien, seltener trifft man sie als einzelne Nervenzellen, welche eingeschlossen zwischen den Nervenfasern des Nervenstämmchens erscheinen. Die Nervenknoten, wie auch die einzelnen Nervenzellen befinden sich auf dem ganzen Gebiet der Kammern, auch die Herzspitze nicht ausgenommen. Die Zahl und Größe der Ganglien verkleinert sich in der Richtung von der Basis zur Spitze der Kammern. Die Ganglien liegen teils in der Nähe der Blutgefäße, teils auf bedeutender Entfernung von denselben.

Diese Angaben über die Anwesenheit der Nervenzellen auf der ganzen Ausdehnung der Herzkammern, die Herzspitze nicht ausgenommen, machte A. Smirnow auf Grund seiner mit Methylenblau nach Ehrlich gefärbten Präparate noch in den Jahren 1896 und 1898. Er fand es nur im Jahre 1901 für nötig, diese Tatsachen zu veröffentlichen, weil in dem Jahre in seinem Laboratorium Waledinsky (64) im Herzen des Kalbes die beständige Anwesenheit der Nervenknoten auf der ganzen Oberfläche der Kammern, die Herzspitze nicht ausgeschlossen, konstatierte. Außerdem beschrieb Waledinsky in dem Jahre einen in der Kammerscheidenwand des Hundeherzens liegenden Nervenknoten.

Diese letzte Angabe Waledinskys bekam nach 2 Jahren eine Bestätigung in der Arbeit von Tawara (116), welcher auch nervöse Ganglienzellen in der Kammerscheidewand des Kalbes fand.

So lag die betreffende Frage, als ich mich mit der Untersuchung derselben zu beschäftigen anfing und fand, daß man auf dem ganzen Verlaufe der das Grundgeflecht bildenden Nervenstämme, so auch derer, welche das eigentliche pericardiale Geflecht bilden, sympathische Ganglienzellen antreffen kann. Diese Nervenzellen liegen bald einzeln, bald zu einigen an einer Stelle zusammengehäuft, ein Ganglion bildend. Wie im ersten, so auch im zweiten Falle schmiegen sie sich bald fest an die Nervenstämmchen, bald liegen sie innerhalb desselben. Zuweilen aber kann man sehen, daß sie frei zwischen den Bündeln der bindegewebigen Fasern des visceralen Pericardialblattes liegen.

Was die Lage der Nervenknoten des Herzens in den verticalen und horizontalen Flächen der äußeren Schichten der Herzwand anbetrifft, so muß man in dieser Beziehung darauf hinweisen, daß auf den mit Methylenblau gefärbten Präparaten, dadurch, daß diese Färbung sich nicht nur auf das Nervengewebe beschränkt, sondern sich auch auf die andern Gewebeelemente verbreitet, völlig deutlich zu sehen ist, daß die Herzganglien in der Grenzfläche zwischen dem Myocard und dem visceralen Pericardialblatte liegen. Mitunter trifft man aller-

dings auch Ganglien an, welche im Myocard, aber nur in seiner oberflächlichsten Schicht liegen.

Wenn wir uns jetzt an die Frage über die Verteilung der Ganglienzellen in den verschiedenen Herzteilen wenden, so muß zu allererst gesagt werden, daß ich, ungeachtet der kolossalen Quantität des bearbeiteten Materials, niemals weder ganze Ganglien, noch einzelne Ganglienzellen, die sich an der Herzspitze der Säugetiere oder in einem unmittelbar an dieselbe grenzendem Gebiet befänden, gesehen habe. Dieses Gebiet rechne ich gleich einem Drittel der Herzkammerlänge. Was die andern zwei Drittel der Herzkammer anbetrifft, so fand ich nie auf ihrer Oberfläche der Größe nach bedeutende Ganglien und kann nur sagen, daß hier die Ganglienzellen öfter einzeln oder zu drei bis acht zusammenliegen. Sie liegen vorzugsweise im Verlaufe der Venen und der bedeutendsten in der Nähe und in der Atrioventricularfurche liegenden Nervenstämme.

Bedeutend mehr als auf der Oberfläche der Kammern gibt es Nervenzellen im Gebiet der Vorhöfe und Herzohren. Hier, besonders auf den Vorhöfen, und partiell und hauptsächlich auf dem rechten Vorhofe ist die größte Zahl der Nervenzellen vorhanden. Sie bilden in diesen Herzteilen mitunter sehr große Ganglien, indem sie sich an den Teilungsstellen der umfangreichen Blutgefäße und besonders der Nervenstämme anhäufen. Außer den angeführten Gebieten fand ich Ganglienzellen auch im Verlaufe der großen Blutgefäße, wie Arteria pulmonalis und Aorta, wobei dieselben, Ganglien bildend, nie über die von der Natur in Form der Krümmung des Pericards errichtete Grenze traten.

Und aus meinen Experimenten, die in der Einleitung angeführt sind (siehe II. Kap.), kam ich zu einigen allgemeinen Folgerungen über die Frage von der topographischen Verteilung der Herzganglien, nämlich:

A. Im Herzen der Säugetiere gibt es nicht die Regelmäßigkeit in der Lage der Herzganglien, wie sie zum Beispiel im Froschherzen stattfindet [siehe meine Arbeit (65)].

B. Bei den Säugetieren sind die Herzganglien ohne bestimmte Ordnung und Plan auf der äußeren Fläche des Herzens zerstreut und dort, wo ein Ganglion bei einem Individuum liegt, kann bei einem anderen Individuum derselben Art auf derselben Stelle ein Ganglion fehlen.

C. Niemals werden ganze Ganglien oder einzelne Ganglienzellen auf einer Strecke von $^1/_3$ der Kammerlänge, von der Herzspitze gerechnet, getroffen.

Ich dachte zur selben Zeit, daß diese Tatsache keine irgendwelche

besondere und spezielle physiologische Bedeutung habe, sondern daß dieselbe sich durch die Verhältnisse der embryonalen Entwicklung der Herzganglien erklären lasse (siehe Data von His jun.) und daß in einzelnen Fällen, ohne jegliche besondere Bedeutung, sich auch an der Herzspitze Nervenzellen befinden können. So war meine Meinung auch noch damals, als ich dieselbe in der Sitzung des Vereins der russischen Ärzte in Petersburg am 3. Mai 1907, vortrug.

Im Jahre 1908 legte dann Waledinsky ausführlicher seine Untersuchungen über die Anwesenheit und Ortslage der Nervenknoten in den Herzkammern einiger Säugetiere dar. Er untersuchte anfangs das Herz der Hausmaus, aber nachdem er drei solcher Herzen in drei einander perpendiculären Richtungen (queren, frontalen, sagittalen) zerlegte, sie mit Hämatoxylin und Eosin färbte und durchsah, kam er zu negativen Resultaten betreffs der Anwesenheit von Nervenzellen im Gebiet der Herzkammern. Nach solch einem Mißerfolg tauschte der angeführte Autor das Objekt seiner Untersuchungen, wobei seine Wahl auf das Herz des Kalbes fiel (die Herzen der andern Säugetiere gaben schlechtere Resultate). Dieses letztere wurde vom eben getöteten Kalbe genommen, aus dem Herzbeutel herausgezogen und nach den Anweisungen von Jeuc (66) in eine 7%ige wässerige Lösung von Karbolsäure getaucht. Da infolge der Wirkung von Ac. carbolicum die Nerven sich deutlich auf der Oberfläche des Herzens hervorzeichneten, zog Waledinsky diesen oder jenen von ihnen mit der anatomischen Pincette heraus und fertigte ein Zupfpräparat an, welches er mit Picrokarmin oder Hämatoxylin, Eosin oder mit Osmiumsäure oder Gold färbte und unter dem Mikroskop in gesäuertem Glycerin beobachtete. In andern Fällen schnitt der Autor, nachdem das Herz einige Zeit in Karbolsäure gelegen hatte, diese oder jene Stelle mit Nerven auf den Kammern heraus und brachte diese Stückchen in 90 Spiritus. Dann wurde dieses Stückchen nach den gewöhnlichen histologischen Methoden bearbeitet und in Paraffin gesteckt. Die Schnitte wurden immer parallel der Herzoberfläche gemacht; gefärbt wurden sie mit Hämatoxylin und Eosin. Auf Grund dieser Untersuchungen behauptete Waledinsky, daß in den Herzkammern einiger Säugetiere (des Kalbes, Hammels, Hundes, Kaninchens und Menschen) sich immer Nervenknäuel in beträchtlicher, wenn auch variierender Anzahl befinden; beim Kalb aber befinden sich sehr oft Nervenknoten auch an der Herzspitze auf gleichbestimmten, d. h. einen und denselben Stellen bei verschiedenen Individuum. Im Herzen des Kalbes kommen oft Nervenknoten in den bindegewebigen Zwischenschichten

der oberflächlichen Schichten des Myocards vor; beim Hunde aber fand der genannte Autor wie im Jahre 1904 Nervenknoten in der Dicke der Kammerscheidewand, wo dieselben inmitten der Muskulatur lagen, in den bindegewebigen Zwischenschichten liegen, welche mitunter Fettzellen enthalten. Der größte Teil der Ganglien findet sich auf der Oberfläche des Herzens unter dem Epicard oft neben den Furchen und auch nicht selten, sogar gewöhnlich, auch zur Seite von den Blutgefäßen. Ferner hatte WALEDINSKY die Absicht, einen bestimmten Begriff über die Ortslage der Nervenknoten in den Herzkammern des Kalbes zu geben, d. h. eine beständige und regelmäßige Lage der einzelnen Ganglien im Herzen verschiedener Individuen festzustellen, wie es beim Frosch stattfindet (siehe meine Arbeit: Das intracardiale Nervensystem des Frosches und die Methode von RAMON Y CAJAL. Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiologie. Bd. XXV. 1908). Als Grundlage der topographischen Verteilung der Nervenknoten zur Lösung der eben erwähnten Aufgabe nahm WALEDINSKY den Verlauf und die Lage der Nerven auf der Kammeroberfläche des Kalbherzens. voraussetzend, in ihnen eine sichere und zuverlässige Stütze zu haben, da diese Nerven die ganze Herzoberfläche in natürliche. kleine Teile teilt, nach WALEDINSKY zum Vergleich der Herzen verschiedener Individuen tauglich. Allein, nachdem er viel Zeit und Mühe verwendet hatte, kam er zu negativen Resultaten, was man schon a priori voraussehen konnte, da der Ausgangspunkt dieses Autors, wie wir es schon früher sahen, nicht richtig war.

Endlich erschien der letzte der Frage über die Topographie der Herzganglien bei den Säugetieren gewidmete Artikel ganz unlängst in polnischer und französischer Sprache; er gehört EIGER (67). Der Autor untersuchte in der angeführten Richtung vier Herzen von weißen Mäusen, zwei Meerschweinchenherzen, zwei Herzen menschlicher Embryonen von 6—8 Monaten und ein Herz eines erwachsenen Menschens. Aus diesen Herzen wurden Schnitte in querer Richtung hergestellt, wobei der Autor der Meinung von SCHWARTZ (52) folgt, nach welchem die Querschnitte des Herzens als besser zur Untersuchung der Ganglien erscheinen; leider giebt der Autor nicht die Methode an. mit deren Hilfe er sein Material weiter bearbeitet hat. was von Bedeutung sein könnte, da EIGER sehr unbedeutende positive Resultate bekam. Seine Data stimmen völlig mit den Angaben von KREHL und ROMBERG überein, betreffs der Topographie der Ganglien im Herzen des Kaninchens, und EIGER sagt, daß dieselbe topographische Verteilung der Ganglien auch in den Herzen der weißen Maus,

der Meerschweinchen und des Menschen vorhanden ist. Sie befinden sich hier im Ganglienfelde (»Le champ ganglionaire«), welches links durch die linke Lungenvene begrenzt wird, rechts — durch die Hohlvenen, oben und vorn — durch das Pericard — den Sinus transversus cordis, unten und hinten — durch die Atrioventricularfurche. Die größte Zahl der Ganglien befindet sich auf der hinteren Oberfläche des linken Vorhofs; außerdem befinden sich noch Ganglien in der Vorhofsscheidewand, der Atrioventricularfurche und der Umgebung der Hohlvenen. Gar keine Ganglien gibt es in den Kammern, ebenso gibt es auch weder Ganglien noch einzelne Nervenzellen im Myocard; die Ganglien liegen im subpericardialen Verbindungsgewebe.

So sehen wir, daß die Frage über die topographische Verteilung der Ganglien in der Herzwand vom Beginn ihrer Entstehung bis zur jetzigen Zeit verschieden in der Darlegung verschiedener Autoren erscheint. Für mich ist das vollständig begreiflich und man kann voraussagen, daß auch in der Zukunft, wenn immer jemand von neuem die Untersuchung über diese Frage unternehmen wird, er wiederum zu einigen andern Resultaten, als die vorhergehenden Autoren kommen wird, da, wie ich es schon früher behauptet habe, in der Verteilung der Nervenzellen und der Ganglien des Herzens die Individualität eine kolossale Bedeutung hat und nicht nur unter den Herzen, die den Tieren verschiedener Arten gehören, sondern auch unter den verschiedenen Repräsentanten einer und derselben Art gehörenden Herzen kann man keine zwei solche finden, in denen die topographische Verteilung der Ganglien gleich oder ähnlich wäre.

Mir scheint, daß diese Frage in der Gegenwart als gelöst bezeichnet werden kann, nämlich im Sinne jener von mir angeführten Endresultate[1].

3. Der feinere Bau der Herzganglien.

Bei vielen von den angeführten Autoren finden wir neben den schon angeführten Daten über die topographische Verteilung der ganzen Ganglien und der einzelnen Ganglienzellen des Herzens der

[1] Einige Monate später, nachdem diese Zeilen geschrieben waren, erschien die Arbeit von MAX LISSAUER über diese Frage. Dieser Autor (145) untersuchte sechs Menschenherzen, die Schnitte mit Hämatoxylin und Eosin, Thionin oder nach der Methode VAN GIESONS färbend. Er fand, daß Zellen und Ganglien sich auf der hinteren Wand der Vorhöfe und auf dem hinteren Teile der Atrioventricularfurche befinden, daß sie aber weder im Gebiet der Kammern, noch im Myocard und Endocard vorhanden sind.

Säugetiere, auch Angaben, meist allerdings sehr unvollkommene über den feineren Bau der Ganglien und der einzelnen sie herstellenden Zellen.

a. Der Bau der Ganglienzelle.

Schon bei SCHKLAREWSKY (50), welcher, wie wir schon früher sahen, zuerst eine eingehendere Behandlung der eben von uns beendigten Frage gab, finden wir einige Hinweise über den Bau der von ihm gesehenen Ganglien. Er sagt, daß die einzelnen Zellen überall mit einer bindegewebigen Kapsel versehen sind; ihre Größe variiert, nach diesem Autor, zwischen 0,013 und 0,024 mm, ihr Äußeres ist meistenteils retorten- oder kolbenförmig, häufig mit einem deutlichen Fortsatz, mitunter auch spindelförmig. SKORZOW (124) erwähnt nur, daß die Nervenzellen des Herzens eine runde oder ovale Form haben und mit einem großen ovalen Kern versehen sind. RANVIER (43) fand im Kaninchenherzen zweierlei Zellen. Der Unterschied dieser zwei Typen von Zellen bestand erstens in der Anwesenheit zweier Kerne in den Zellen, während die andern Zellen nur einen Kern enthielten, und zweitens in der Quantität der von diesen Zellen ausgehenden Fortsätze. Die Zellen des ersten Typus, d. h. mit zwei Kernen sind multipolar und erinnern an die Zellen, welche sich in den sympathischen Ganglien des Kaninchens befinden. VIGNAL (59) schließt sich völlig den eben angeführten Data RANVIERS, betreffs des Baues der von ihm im Kaninchenherzen gefundenen Zellen an, aber außerdem finden wir bei diesem Autor noch einige Angaben über die Verteilung der Zellen der beiden Typen in den verschiedenen Herzteilen. Nach VIGNAL bestehen die auf den Ästen des Geflechts der Vorhöfe und Herzohren des Kaninchens liegenden Ganglien aus Zellen beider Typen, während die an der Kammerbasis befindlichen Ganglien ausschließlich von unipolaren Zellen gebildet sind, welche nur einen Kern haben; Zellen aber, die den Charakter sympathischer Gangilenzellen haben, gibt es hier gar nicht. Was die andern Säugetiere (Katze, Hund, Schaf und Meerschweinchen) anbetrifft, so sah bei ihnen VIGNAL nie zwei Kerne in den sympathischen Zellen. Im Herzen des Menschen sah VIGNAL unipolare Nervenzellen in der Kammer und multipolare im Vorhof desselben Menschen. Die multipolaren Nervenzellen zählt er zu den sympathischen Nervenzellen, und die unipolaren zu den cerebrospinalen, obgleich VIGNAL zu allerletzt sagt, daß bei den Tieren und den Primaten die technischen Mittel, welche man zu seiner Zeit besaß, nicht den charakteristischen Unterschied zwischen

den sympathischen Zellen und den Zellen des cerebrospinalen Systems zu fassen erlaubten. Nach 4 Jahren untersuchte auch KAZEM-BECK (26) die Innervation des Herzens des Kaninchens, wobei er zu einigen andern Resultaten wie RANVIER und VIGNAL kam. KAZEM-BECK traf nämlich beständig einkernige und zweikernige Nervenzellen von ovaler Form, aber alle hatten sie immer nur einen Fortsatz. Außerdem hatten einige zweikernige Zellen, nach diesem Autor, eine Bisquitform, was wahrscheinlich darauf hinweist, daß hier ein bestimmtes Teilungsstadium der Zelle vorhanden ist. ARNSTEIN weist in der Mitteilung der Untersuchung von N. LAWDOWSKY darauf hin, daß in der Vorhofsscheidewand des Kaninchens Nervenzellen existieren, deren Fortsätze man von einer Seite bis zum nächsten Nervenstämmchen und von der andern bis zum Muskelbündel verfolgen kann, wo sie an der Muskelspindel, in Fibrillen zerfallend, enden.

HIS jun. (1893) fand im Herzen von Embryonen verschiedener Säugetiere Nervenzellen immer nur mit einem Fortsatz, welcher centripetal ging.

Nach BERKLEY (1893) ist die Mittelgröße der Nervenzellen des Herzens der Maus und der Ratte 16 × 8 und 18 × 12, wobei diese Zellen sich eher dem Typus der bipolaren als der multipolaren Zellen anschließen, obgleich bei vielen von ihnen die Zahl der Protoplasmafortsätze sich auf zwei nicht beschränkt.

Im Herzmuskelgewebe gelagert, geben diese Zellen Fortsätze ab, welche sich zwischen den Muskelzellen verbreiten und sich bedeutend verzweigen. Dem angeführten Autor gelang es nie die Gebilde des Achsencylinders zu entdecken. Aber außer diesen, augenscheinlich wirklichen Nervenzellen, weist BERKLEY auf die Anwesenheit besonderer, im Herzen »scheinbar ganglιöser« Körper hin, welche er in der Einzahl auf dem Wege fast einer jeden, ebenfalls besonderen, Nervenfaser fand, über welche wir bei dem historischen Überblick der Arbeiten über die sensiblen Endigungen im Herzen der Säugetiere sagen werden, da es, nach BERKLEY, Nervenfasern sind, welche auf den Muskelzellen des Herzens mit besonderen sensiblen Endigungen enden. Diese ganglιösen Körper sind außen glatt und die angeführte Nervenfaser dringt in sie und tritt mit der gleichen Größe wieder aus, obgleich man bisweilen hier auch eine Veränderung im Kaliber bemerkt. In diesen Körpern ist es unmöglich, irgendwelchen Zellenbau zu entdecken, obgleich sie in der Mehrzahl der Fälle größer als die Varikositäten, welche wir auf den Nervenfasern treffen, sind.

Berkley meint, daß man sie als bipolare Zellen betrachten muß, welche auf dem Wege der Nervenfaser liegen, und den Endapparat als ihre Endverzweigungen. Berkley meint auch, daß einige dieser Zellen mit den oben beschriebenen inneren Herznervenzellen identisch sind.

Im Kapitel über die Nerven des Myocardiums werde ich nochmals zu diesen Berkleyschen Daten zurückkehren.

P. Jacques (25) berührt auch die Frage über die Nervenzellen des Herzens. Nach diesem Autor ist die Mehrzahl der Zellen multipolar; aber es gibt auch bipolare und, obgleich selten, Zellen mit einem sich nach längerer oder kürzerer Strecke teilendem Fortsatz. Alle Zellenformen liegen immer in einem und demselben Ganglion und keine von ihnen herrscht in einem Knoten vor. Die Größe solcher unregelmäßiger polyedrischer Ganglienzellen ist 26/20 — 45/28. Ihr achsencylindrischer Fortsatz zieht sich zum nächsten Nervenstämmchen hin, während ihr Zellenkörper in Contact mit den freien Verzweigungen fremder Nervenfasern tritt. Bei der Maus findet P. Jacques nach der Imprägnation mit chromsaurem Silber in der Furche zwischen den Vorhöfen ähnliche Zellen, aber nur unipolare.

V. Schmidt (1897) bemerkte betreffs der von uns erwähnten Zellen Berkleys, daß er bipolare Zellen nie gesehen habe und schließt sich der Meinung an, daß es einfach Varikositäten sind. Nach diesem Autor sind im Myocardium der Vorhöfe und Kammern kleine multipolare Nervenzellen zerstreut, deren achsencylindrischer Fortsatz in das Nervenstämmchen fortgeht.

In seiner recht umfangreichen Arbeit des Jahres 1898 über den feinen Bau der Herzganglien bei Menschen und Säugetieren sagt A. Dogiel, daß als charakteristisches Kennzeichen für die sympathischen Ganglienzellen die beständige Anwesenheit einiger Dendrite und eines Nervenfortsatzes erscheint und bemerkt, daß dieses Kennzeichen auch für die Herzganglien anwendbar ist. Diese sympathischen Ganglienzellen haben einen Kern, aber A. Dogiel fand in einigen Fällen in den Herzganglien des Kindes Zellen mit zwei Kernen. Jede Ganglienzelle ist mit einer bindegewebigen Kapsel bekleidet, welche vom Zellenkörper auf den ersten Fortsatz und die dicken Dendriten übergeht. Aller Wahrscheinlichkeit nach, meint Dogiel, umhüllt die Kapsel die Dendriten bis zum Zerfall in ihre Endverzweigungen und verliert sich nachher im Verbindungsgewebe der Ganglien oder der Nervenstämmchen (wenn die Zellen zerstreut längs den letzteren liegen).

Mitunter kommen Unipolar- und Bipolarzellen vor, die meisten Zellen aber sind multipolar.

Unter den folgenden Arbeiten weisen wir auf die Untersuchungen von Noc (40) hin, in welchen er sagt, daß die Herzganglien aus einer verschiedenen Zahl von multipolaren und unipolaren Zellen bestehen; ihr Bau ist, nach Noc, fast mit dem Bau der Nervenzellen des Rückenmarks identisch. Im selben Jahre beschrieb M. Michailow (1898) bei der Bearbeitung der Frage über die Hypertrophien des Herzens die Karyokinesis von Nervenzellen in den Herzganglien, und zwei Jahr später sagt Kulesch (32) in der von uns schon früher erwähnten Arbeit, daß er mitunter im Herzen des Menschen Zellen mit zwei Kernen gesehen habe, daß diese Zellen im Vergleich mit den einkernigen in den Dimensionen vergrößert waren, und daß ihre Kerne die Polarlage einnahmen. Der Autor meint, angesichts der Angaben von M. Michailow, daß man es hier mit regenerativen Prozessen in den Nervenknoten zu tun hat. Allein frühzeitigere Teilungsstadien der Kerne, setzt Kulesch hinzu, wie auch Körperteilung der zweikernigen Zelle gelang es mir nicht auf dem untersuchten Material zu beobachten.

Endlich beschrieb A. Smirnow einige Zellen aus der Herzkammer verschiedener Säugetiere. Diese Nervenzellen gehören, nach diesem Autor, zu den multipolaren peripheren Nervenzellen, deren Kerne häufig zwei Kernchen ungleicher Größe haben. Ihre Dendrite teilen sich auf ihrem Wege.

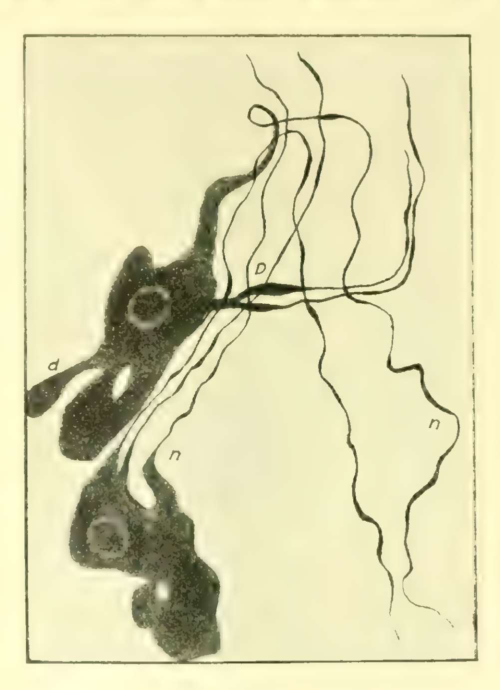
Zur eigentlichen Beschreibung des Baues der Ganglienzelle des Herzens übergehend, muß ich sagen, daß die isoliert liegenden Ganglienzellen und die Ganglien bildenden bald einen fast runden oder elliptischen, bald eiförmigen, oder endlich spindelartigen Körper haben. Allein es kommen mitunter auch launischere Modifikationen der Körperform der Zelle vor, wenn dieselbe z. B. stark ausgezogen in einer bestimmten Richtung ist. Es kommen solche Ganglienzellen vor, deren Quermesser sich zur langen Achse wie 1 : 5 oder 1 : 7 verhält. Bei so mannigfaltiger Form erscheint der Körper der Nervenzelle des Herzens immer etwas platt gedrückt in der Richtung von oben nach unten, oder was dasselbe ist, in der Richtung vom Epicard zum Myocardium. Fast alle diese Ganglienzellen haben einige von allen Seiten des Zellenkörpers ausgehende Fortsätze und erscheinen folglich multipolar. Allein es waren unter ihnen, wenn auch selten, bipolare und unipolare anzutreffen. Fast immer haben die Nervenzellen des Herzens einen Kern, welcher ein oder zwei

Kernchen von ungleicher Größe enthalten kann, wobei seine Konturen mit einer runden oder fast regelmäßigen ovalen Form in der Mehrzahl der Fälle gleichmäßige Umrisse behalten. Allein auf Präparaten vom Herzen des Kaninchens, des Pferdes und des Affen fand ich mitunter je zwei Kerne enthaltende Ganglienzellen (s. Fig. 24 meiner Arbeit: Internat. Monatsschr. für Anatomie und Physiol. Bd. XXV). So haben wir vor uns auf einem meiner Präparate ein ganz kleines, aus fünf Ganglienzellen bestehendes Ganglion, in dem zwei Zellen (*A* und *B*) zwei Kerne enthalten. Beide Zellen, haben eine stark ausgedrückte ungefähr durch die Mitte des Zellenkörpers durchgehende Zusammenschnürung, welche die Zelle in zwei fast gleiche Teile teilt. Von jedem dieser je einen Kern enthaltendem Teile entspringt wenigstens ein Fortsatz. Mir schien es früher sehr wahrscheinlich, daß man auf die Zellen *A* und *B* wie auf solche sehen muß, welche sich noch im Teilungsprozesse befinden und zwar in demjenigen seiner Stadien, wenn der Kern der Mutterzelle schon geteilt erscheint, aber das Protoplasma der Tochterzellen noch einige Zeit vereint bleibt; allein jetzt bin ich geneigt, mich vorsichtiger zu dieser Frage zu verhalten und denke, daß über die zweikernigen Zellen drei voneinander grundverschiedene Ansichten möglich sind: 1) entweder es sind in ihrer Entwicklung stehen gebliebene, d. h. unentwickelte Zellen, wobei in so einem Falle die Entwicklungsgestaltung eben vom Moment der noch unbeendigten Zellenteilung kommt oder 2) es sind untereinander durch Anastomosen verbundene Nervenzellen oder auch 3) es sind Nervenzellen, welche sich im Teilungsprozeß eben in dem Momente befanden, als das Gewebe der Fixation unterworfen wurde. Mir scheint, daß es jetzt noch kein genügendes tatsächliches Material zur Lösung dieser Frage in irgendeiner bestimmten Richtung gibt. Es kann leicht sein, daß alle drei angeführten Möglichkeiten in solchen Fällen Platz finden, da, wie wir schon sahen, einige Autoren sogar Karyokinesis der Herznervenzellenkerne beschrieben, solche Bilder aber, wie auf der Fig. 2 abgebildet, lassen kaum einen Zweifel übrig, daß zwei Nervenzellen sich miteinander durch Anastomosen verbinden können.

In den Herzganglien gelang es mir zuerst gefensterte Nervenzellen zu finden. Unter dem Namen von gefensterten beschrieben einige Autoren [Ramon y Cajal (42), Lenhossek (125), Levi (126) u. a.] in den Spinalganglien des Menschen und andrer Wirbeltiere Zellen, welche schon vor 15 Jahren, obgleich weniger klar und deut-

lich von HANS DAAL (127) ebenfalls in den Spinalganglien der Säugetiere beobachtet wurden.

In den sympathischen Ganglien wurden ähnliche Zellen noch niemals und von niemand beschrieben. Jetzt gelang es mir, sie auch in den sympathischen Ganglien des Herzens zu beobachten. Auf den beigefügten Textfig. 1 und 2 sind drei solche Zellen abgebildet. In jeder von ihnen ist eine durchgehende Öffnung vorhanden, welche von einer Seite durch den Körper der Zelle und von der andern durch eine Protoplasmenmasse begrenzt wird. Diese Masse ist bald dicker, bald dünner, wobei auf ihr mitunter Verdickungen in Form von mehr oder weniger umfangreichen Protoplasmamassen bemerkbar sind. Das Betrachten der auf den Textfig. 1 und 2 abgebildeten Zellen führt auf folgende Überlegung: diejenigen lokalen, eben erwähnten Verdickungen auf den Massen stellen möglicher Weise Endkeulen von Dendriten der ersten Art von sympathischen Zellen des zweiten und fünften Typus vor (nach meiner Klassifikation), welche mit dem Körper der gegebenen Zelle nicht mit einem, sondern zwei Füßchen verbunden sind. Wenn wir ferner voraussetzen, daß eines dieser Füßchen verschwindet, durchreißt, so kann der typische Dendrit der ersten Art der sympathischen Zellen der eben erwähnten Typen entstehen, was vielleicht auch auf der Textfig. 1 *d* stattfindet.



Textfig. 1.

Gefensterte sympathische Nervenzelle. Pferdeherz. LEITZ Oc. 4, Obj. 7. Methylenblaufärbung.

Auf den Präparaten der Herzen von Säugetieren, speziell aber und hauptsächlich auf den Präparaten des Pferdeherzens kommt es sehr oft vor, unter den Nervenzellen solche zu finden, welche mehr oder weniger stark pigmentiert sind. Dieses Pigment kann von verschieden-

ster Schattierung der gelben Grundfarbe sein. Bald erscheint es hellgelb, wobei auf den mit Methylenblau gefärbten Präparaten es mitunter grünlich wird; bald hat es eine braune Farbe in allen Schattierungen von dunkelgelb angefangen bis fast schwarz. Solch eine Farbe bildet das Pigment in den Ganglienzellen des Herzens und mitunter auch in den Endapparaten, mit welchen ihre Dendrite von verschiedener Größe, Form und Aussehen enden. Das Pigment erscheint bald in größeren oder kleineren Körnchen von verschiedener Form, runder, ovaler, spindelartiger und andrer, bald als ganze Pigmentklümpchen. Diese letzteren bilden sich aus der Vereinigung einiger verschiedener Körnchen. Die Pigmentklümpchen haben ebenfalls wie die einzelnen Pigmentkörnchen die verschiedenartigsten Umrisse, da sie auf ihrer ganzen Oberfläche mit unregelmäßigen Vorsprüngen versehen sind. Die Pigmentkörnchen liegen entweder zerstreut, mitunter auf recht beträchtlicher Ausdehnung innerhalb des Zellenkörpers, oder umgekehrt, sie häufen sich alle an einer Stelle an. Es scheint mir nicht überflüssig zu bemerken, daß die beschriebenen Pigmentklümpchen in verschiedenen Teilen der Zelle sich zu einer verschiedenen Zahl anhäufen können. Zuweilen endlich kommen solche Pigmentgebilde vor, welche nach ihrem allgemeinen Äußeren völlig an die gewöhnlichen Zellvacuolen erinnern, deren Inhalt sich nur gelb gefärbt erweist. Auf meinen mit Methylenblau gefärbten Präparaten haben solche Pigmentgebilde eine grünliche Farbe, wobei ich es für nötig halte hinzuzufügen, daß, auch bei der Anwendung



Textfig. 2.
Gefensterte sympathische Zelle. Pferdeherz. Leitz Oc. 4, Obj. 7. Methylenblaufärbung.

des Immersionssystems, es nicht sicher erscheinen kann, ob wir, im gegebenen Falle, sehr feine Röhrchen vor uns haben oder ob das Pigment aufgelöst erscheint.

Jede von den eben beschriebenen Ganglienzellen ist mit einer besonderen bindegewebigen Kapsel bekleidet, welche gewöhnlich als dünnes durchsichtiges Häutchen erscheint. Die Kapsel liegt recht fest an der Zelle an und hat darum in den allgemeinen Zügen die Form der letzteren. Allein die Kapsel bedeckt nicht nur den Zellenkörper, sondern erstreckt sich auch auf seine Fortsätze. In dieser Beziehung habe ich zweierlei Präparate. Auf den einen von ihnen kann man sehen, wie die Kapsel der Nervenzelle sich auf jeden einzelnen Fortsatz besonders erstreckt, während auf den andern die Kapsel von Zellenkörper auf recht bedeutender Strecke von ihm in Form eines Röhrchens fortläuft, an einigen Stellen verbreitert, an andern verengt, und damit ein ganzes Fortsatzbündel umfasst. Was die Frage anbetrifft, ob die Ganglienzellenfortsätze auf ihrem ganzen Wege bis ans Ende bekleidet sind oder nicht, so kam ich in dieser Beziehung zu folgenden Schlußfolgerungen: gänzlich mit der Kapsel bekleidet erscheinen nur kurze keulenförmige Dendrite, der von mir entdeckten Rosettenzellen, während in allen andern Fällen die Kapsel da aufhört, wo die bedeutende Verdünnung der Fortsätze beginnt, was durch ihre Teilung begründet wird.

b. Die Grundtypen der Herzganglienzelle.

Nachdem das allgemeine Äußere der Herzganglienzellen beschrieben ist, muß darauf geachtet werden, daß alle diese Nervenzellen so zueinander gruppiert sein können, daß sich dadurch die Möglichkeit ergibt, bei der Beschreibung mit Bestimmtheit nur über wenige ihrer Grundtypen zu sprechen.

Alle Herznervenganglienzellen verteilt A. Dogiel (12) nach dem Charakter ihrer Dendrite auf drei völlig gesonderte Typen, ähnlich der Gruppierung, welche z. B. in den Ganglien des Darmkanals und andrer Organe nach A. Dogiel stattfindet.

Die Zellen des ersten Typus sind von geringer Größe, liegen nur in den Ganglien; ihre Dendrite sind kurz, dick, plattgedrückt und haben Varikositäten. »Schon auf einer kleinen Strecke von der Zelle teilt sich jedes Dendrit auf einige mehr oder minder lange oder kurze variköse Äste verschiedener Dicke, welche wieder schnell auf verschiedene Art sich teilend, endlich in ein Bündel dicker und kurzer variköser Fäden zerfallen. Alle Verzweigungen der Dendrite besitzen kurze vielartig sich teilende Dornen, welche der Zelle ein besonderes Äußere

und eine große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Zellen der Gallenblase geben.« Mitunter kommen Zellen vor, von denen nur ein Nervenfortsatz ausgeht, von dessen Conus viele die Dendriten dieser Zellen vorstellende Seitenäste ihren Ursprung nehmen. Die Anwesenheit so eines dicken und langen mit Seitenästen besetzten Conus beim Nervenfortsatz, ist nach A. Dogiel für die Zellen des I. Typus charakteristisch. Die Mehrzahl der Fäden der Nervenstämmchen gehört den Nervenfortsätzen der Zellen dieses Typus, welche, wie A. Dogiel meint, in der Muskulatur des Herzens enden, mit andern Worten, daß diese Zellen sympathische Motorzellen des Herzens sind. Die Zahl der Zellen des I. Typus ist unbedeutend.

Die Zellen des II. Typus liegen besonders längs den Nervenstämmchen oder bilden kleine Ganglien. Mitunter befinden sie sich zwischen den Abzweigungen der Geflechte unter den Muskelbündeln der Vorhöfe und der Kammerbasis gelagert.

A. Dogiel meint, daß die Dendriten der Zellen des II. Typus entweder mit irgendwelchen Endapparaten in der Herzwand enden, oder ihre Endverzweigungen sich miteinander in den Nervenstämmchen und Ästchen der Herzgeflechte vereinen, wobei die erste Voraussetzung ihm wahrscheinlicher scheint. Charakteristisches Kennzeichen der Zellen des II. Typus, nach A. Dogiel — die Dendrite sind lang, arm an Ästen, dünn und gehen von dem Ganglion aus, zu welchem die Zelle selbst gehört. Vom Ende des Nervenfortsatzes zweigen sich mitunter Seitenästchen ab. Der Nervenfortsatz ist marklos und hat auf seiner ganzen Länge Kerne, welche den Zellen gehören. Nur beim Kinde veränderte sich der Nervenfortsatz der Zellen des II. Typus auf einer großen Entfernung von der Zelle häufig in eine markhaltige Faser. Der Nervenfortsatz begibt sich in ein Stämmchen des Pericardialgeflechts, aber außerdem sah A. Dogiel zwei- oder dreimal, wie der Nervenfortsatz der im Stämmchen liegenden Zelle ein nahliegendes Ganglion erreichte und offenbar sich in letzterem verzweigte, doch konnte der Autor sich nicht überzeugen ob derselbe wirklich im Ganglion endete.

Als charakteristisches Kennzeichen für die Zellen des III. Typus erscheint, nach A. Dogiel das, daß ihre Dendriten nicht aus den Grenzen des Ganglions, zu welchem die Zelle selbst gehört, herausgehen, aber dem Charakter nach näher den Dendriten der Zellen des II. Typus als denen des ersten stehen. Die Endverzweigungen der Dendriten aller Zellen des III. Typus ziehen sich zwischen den Ganglienzellen hin und bilden ein dichtes Geflecht, welches auch einige Zellen andrer Typen umflechtet.

Solche Geflechte, welche RAMON Y CAJAL »nids péricellulaires« benannte und ähnliche Geflechte in den Ganglien der Gallenblase, die von A. DOGIEL beschrieben und abgebildet wurden, müssen nach diesem Autor, auf Dendriten der Zellen des III. Typus zurückgeführt werden.

Später beschrieb A. SMIRNOW und bildete Nervenzellen des Herzens ab, welche dem I. und II. Typus der Zellen A. DOGIELS (55) ähnlich sind.

Auf den gleichen Tatsachen baute A. DOGIEL seine Klassifikation der peripherischen sympathischen Nervenzellen, mit der ich, wie früher so auch jetzt, nicht einverstanden sein konnte und kann. Die Sache ist die, daß wir bei Untersuchung des feinen Baus der sympathischen Peripherieganglien auf Präparaten, bei denen eine mehr oder weniger intensive Färbung durch Methylenblau beginnt, gewöhnlich blaue Ganglienzellen mit einem dunkler gefärbten Kern vor uns haben, wobei sich diese Zellen mit einer größeren oder geringeren Zahl von Fortsätzen versehen erweisen. Diese letzteren haben gewöhnlich verschiedene Länge: 1) entweder sie haben alle, außer dem Nervenfortsatz, eine geringe Länge und gehen nicht über die Grenze des Ganglions, zu welchem die Zelle selbst gehört, oder 2) entgegengesetzt — alle gehen sie über diese Grenzen; häufig übrigens ist es möglich zu beobachten, daß 3) nur ein Teil der Fortsätze irgendeiner gegebenen Zelle nicht über die Grenze geht, während der andre Teil beständig über die Grenzen des Ganglions geht, zu dem die gegebene Zelle selbst gehört. Diese Tatsachen, welche wirklich auf den angeführten (besten und nicht zahlreichen) Präparaten beobachtet werden, unterliegen keinem Zweifel und auf diese baute A. DOGIEL seine Klassifikation. Auch in den Grenzen dieser primitiven Tatsachen beschrieb A. DOGIEL nur Nervenzellen, welche einzig zu den 1) und 2) von den drei eben angeführten Gruppen gehören, wie es auch SMIRNOW machte. Außerdem, wie es ebenfalls die erwähnten Autoren bemerkten, ist es auf solchen Präparaten möglich unter den Dendriten der beschriebenen Nervenzellen einerseits dickere und dünnere zu unterscheiden und anderseits erweist es sich auch als möglich, den verschiedenen Charakter ihrer Verzweigung zu bemerken: sie teilen sich oft und verzweigen sich folglich reich und viel, während andre, im Gegensatz, sich selten teilen und folglich wenig und arm verzweigen.

Wenn wir uns aber auf die angeführten Präparate nicht beschränken, sondern die Untersuchungen fortsetzen und meine Methode der Färbung der Nervenelemente mit Methylenblau anwenden wollen,

so bekommen wir Tatsachen, die die Klassifikation von A. Dogiel als richtig nicht anerkennen lassen und welche selbst als Grundlage zum Aufbau einer neuen Klassifikation der sympathischen Peripheriezellen erscheinen.

Diese Tatsachen sind in den Hauptzügen folgende:

1) Wie in der Herzwand, so auch in den andern Organen (s. meine Arbeit: Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. LXXII) kommen oft Ganglienzellen vor, welche keinem einzigen Zellentypus Dogiels ähnlich sind. Das sind eben diejenigen Ganglienzellen, von deren wohl ein Teil, nicht aber der andre über die Grenze des Ganglions, zu welchem die gegebene Nervenzelle selbst gehört, geht.

2) Alle oder ein Teil der Dendriten der Ganglienzellen des zweiten und dritten Typus von Dogiel und auch derjenigen Ganglienzellen, welche ich unter 1) angeführt habe, enden mit eigenartigen aber gleichen, d. h. zu einem und demselben Typus gehörigen Endapparaten.

3) Diese besonderen Endapparate, mit denen die Dendriten der sympathischen Peripheriezellen enden, sind von verschiedenem Typus.

4) Dendriten derselben Art einer und derselben Ganglienzellen enden nie mit verschiedenen Typen angehörigen Endapparaten, sondern

5) alle Dendriten einer Art jeder gegebenen Zelle enden mit Apparaten, welche nach einem und demselben Plan gebaut sich erweisen, d. h. zu einem und demselben Typus gehören.

6) Grundtypen solcher Endapparate, mit denen die Dendriten der sympathischen Peripheriezellen enden, sind bis jetzt in einer beschränkten und kleinen Zahl von mir gefunden worden.

7) Diese kleine Zahl der angeführten Endapparate erlaubt und nötigt jetzt fünf Grundtypen der sympathischen Peripheriezellen aufzustellen.

I. Typus (Fig. 12).

Die Zellen dieses Typus lassen sich sehr schwer mit Methylenblau färben. Sie kommen zuweilen in Ganglien größerer und kleinerer Dimensionen in der Nachbarschaft mit andern Zellen vor, mitunter liegen sie völlig isoliert, wie einzelne Zellen außerhalb der Ganglien. Diese Zellen haben gewöhnlich den Körper einer der oben beschriebenen regelmäßigen Formen, von welchem eine verschiedene Zahl von Dendriten und ein Nervenfortsatz ausgeht. Diese Dendriten begeben sich nach verschiedenen Seiten, haben das mannigfaltigste Aussehen, Form und Größe (s. Fig. 12). An der Basis erscheinen sie mehr oder weniger dick, umfangreich und werden, nachher sich wiederholt teilend,

allmählich dünner. Sich so in der Zahl vermehrend, bilden die von der Teilung entstandenen Ästchen im ganzen ein recht kompliziertes Bild von Endverzweigungen, welche entweder einfach zugespitzt in Bildungen verschiedener Größe, oder mit Verdickungen von verschiedenem Aussehen und Form enden.

Alle ähnlichen Dendritenverzweigungen dieser Zelle kreuzen sich mitunter und verwickeln sich untereinander, infolgedessen bildet sich ein ganzes Dendritensträuchlein, welches sich hier selbst in der Umgebung des Zellenkörpers lagert.

Was den Nervenfortsatz anbetrifft, so tritt er aus dem Zellenkörper oder einem der Dendriten in das nächste Nervenstämmchen, wo er, mit markhaltigen und marklosen Fasern verwickelt, sich völlig aus dem Auge des Beobachters verliert.

Die Zellen dieses Typus hält DOGIEL in seiner ersten Arbeit über die Innervation des Herzens für Motorzellen. Ich hatte für sie dieselbe Benennung beibehalten, wobei ich es für möglich hielt, daß die Bildung des Enddendritsträuchleins den Berührungsraum der gegebenen Zelle mit den zugehenden und sie umflechtenden Nervenfasern vergrößere, infolgedessen die notwendige und genügende Bedingung zur Aufnahme der Massenreizung erzeugt, die so wesentlich notwendig beim Bekommen des Hemmeffekts ist (Prof. N. E. WWEDENSKY). Allein jetzt muß ich diese Meinung aufgeben und gegen dieselbe sprechen, da, wie es im Kapitel über die Nerven des Myocardiums (s. weiter unten) dargelegt sein wird, meine experimentellen Untersuchungen an vagotomierten Hunden die verbreitete Meinung, daß die Fasern des Vagus bei den Herznervenzellen enden, nicht bestätigten und, im Gegensatz, tatsächlich zeigten, daß diese Fasern auf den Muskelfasern des Herzens mit besondern Endapparaten enden.

II. Typus (Fig. 4, 5, 8, 9, 19, 23).

Obgleich auf Herzpräparaten, die nach den oben beschriebenen technischen Angaben verfertigt sind, die Zellen dieses Typus in weit minderer Anzahl zu treffen sind, als z. B. Zellen des dritten und vierten Typs, kann man sie doch im Gegensatz zu den Zellen des ersten Typus ziemlich häufig beobachten.

Diese Ganglienzellen werden am häufigsten in Ganglien angetroffen, speziell und hauptsächlich in den größeren von ihnen, die längs dem Gang der großen Gefäße gelagert sind, die sich im Grenzgebiet zwischen dem Myocardium und Visceralblatt des Pericardiums

hinziehen. Die Zellen dieses Typus werden jedoch auch einzeln bei einem Nervenstämmchen liegend angetroffen, oder wie das deutlich auf einem von meinen Präparaten des Pferdeherzens (s. Fig. 19) zu sehen ist, sie bilden (im genannten Präparat mit sieben Zellen) ein kleines Ganglion, das ausschließlich aus Zellen dieses Typus besteht.

Der Körper der Nervenzellen dieses Typus hat in der Mehrzahl der Fälle eine runde oder ovale Form, wobei von ihm eine ungleiche Zahl von dreierlei Fortsätzen abgehen. Unter diesen Fortsätzen kann man gewöhnlich ganz deutlich einen Nervenfortsatz unterscheiden, von zwei bis neun kurzen, keulenförmigen Dendriten und ein bis vier Dendriten (am häufigsten mittlerer Größe), die mit eigentümlichen, ziemlich großen plattenförmigen Verdickungen endigen, die das Aussehen von großen, starken Varikositäten haben.

Der Nervenfortsatz dieser Ganglienzellen geht vom Zellkörper ab, in der Mehrzahl der Fälle in Form eines mehr oder weniger dünnen Fadens, der längs seinem Gange bald Verdickungen, bald Verdünnungen seines Durchmessers mit allmählichen Übergängen besitzt, jedoch in einiger Entfernung vom Zellkörper einen ganz glatten Charakter beibehält. Zuweilen jedoch, wenn der Zellkörper nicht regelmäßige Konturen besitzt, und auf seiner Fläche bald hier, bald dort unregelmäßige Vorsprünge verschiedener Form und Größe trägt, fängt der Nervenfortsatz von einem dieser Vorsprünge an. Nachdem er sich auf eine Strecke hingezogen hat und das Aussehen eines dünnen, glatten Nervenfadens beibehalten hat, erhält dieser Fortsatz der Nervenzelle allmählich deutlichere Verdickungen verschiedener Größe und Form. Indem diese Verdickungen den Nervenfortsatz in immer größerer Anzahl umgeben, geht er allmählich in eine gewöhnliche, marklose Nervenfaser über, deren Charakter er auf seinem ganzen Wege beibehält. Nur auf wenigen Präparaten sah ich, daß der Nervenfortsatz des beschriebenen Typus markhaltig wurde, und somit in eine markhaltige Faser überging. Wenn man seinen Gang weiter verfolgt, bis zum Augenblick, wo er verschwindet, kann man immer konstatieren, daß der Nervenfortsatz, sowohl in den Fällen, wo die Zelle isoliert liegt, wie auch in denen, wo sie im Ganglion gelagert ist, bald in das nächste, bald in ein mehr oder weniger entferntes Nervenstämmchen übergeht.

Was die kurzen keulenförmigen Dendriten dieser Rosettenzellen des zweiten Typus anbelangt, so sind sie in verschiedener Zahl vorhanden (2—9) und lagern sich beinahe ausschließlich in ein und der-

selben Horizontalfläche mit dem etwas komprimierten Zellkörper; diese Fortsätze geben eben den Zellen des zweiten Typus die für sie ziemlich charakteristische Form einer Rosette, wie das z. B. auf Fig. 23 zu sehen ist. Diese kurzen Dendriten liegen gewöhnlich unter einer Kapsel, wie die analogen Dendriten der Zellen des ersten Typus von Ramon y Cajal, die er in den Ganglien des Grenzstrangs des Sympathicus beim Menschen gefunden hat (42). Sie haben in der Mehrzahl der Fälle ein keulenförmiges Aussehen, da sie niemals platt, komprimiert erscheinend als aus zwei Teilen bestehende, betrachtet werden können, die eine direkte Fortsetzung voneinander bilden. Schon beim ersten Blick auf die Zellen dieser Typen fällt es auf, daß jeder keulenförmige Dendrit dieser Art aus ziemlich umfangreicher Endansammlung des Protoplasma und eines Füßchens oder Stengels besteht, die diese Keule mit dem Zellkörper verbindet. Dieser Stengel geht in der Mehrzahl der Fälle von dem oder jenem Punkt der Hauptmasse der Protoplasma aus, die den Körper der entsprechenden Zelle bildet, zuweilen jedoch, wenn der Körper der letzteren hier oder dort Vorsprünge verschiedener, unregelmäßiger Form besitzt, geht der erwähnte Stengel von einem oder dem andern Vorsprung aus. Nachdem er vom Zellkörper bald in Form eines ziemlich bedeutenden Cylinders, bald als mehr oder weniger dünner, glatter Faden abgegangen ist, bleibt dieser Stengel ein äußerst dünner Faden den ganzen Gang entlang, wie z. B. ein Teil der Dendriten, die auf beigefügten Abbildungen abgebildet sind, oder ein cylinderförmiger Körper bedeutender Größe. In welcher von den beiden eben beschriebenen Arten er erscheint, er hat immer eine Verdünnung in der Mitte, mit allmählichen Übergängen zu den dickeren Enden. Von einem dieser Enden geht, in der Mehrzahl der Fälle plötzlich, der zweite Endteil des zu besprechenden keulenförmigen Dendrites der rosettenförmigen Zelle des zweiten Typus aus. Diese ziemlich deutliche Veränderung des Durchmessers, läßt noch mehr die Dünne des Dendritenstengels oder eigentlich des Dendrites zum Ausdruck kommen, wenn man die keulenförmige Verdickung für seinen Endapparat hält. Diese protoplasmatischen Endansammlungen sind auf meinen Präparaten als Bildungen von verschiedenstem Aussehen vorhanden, verschieden nach der Größe wie auch nach der Form. In der großen Mehrzahl der Fälle haben diese Endansammlungen eine beinahe regelmäßige Kugelform, etwas komprimiert in der Richtung von oben nach unten auf den Flächenpräparaten. Danach Form machen sie auch den Eindruck von ziemlich regelmäßigen, runden Keulen.

Indem ich die Beschreibung der keulenförmigen Dendriten der Rosettenzellen des zweiten Typus endige, halte ich es für nötig, darauf hinzuweisen, daß ich zuweilen, wenn auch selten, auf den Präparaten des Herzens Färbung andrer, äußerst kleiner Vorsprünge oder Fortsätze erhielt. Diese kleinen Vorsprünge, die bald hier, bald dort von verschiedenen Teilen der Ganglienzelle ausgehen, haben die verschiedensten Formen, auch eine keulenförmige. Sie können jedoch nicht mit den eben beschriebenen keulenförmigen Dendriten verglichen werden aus folgendem Grunde: während solche Vorsprünge auch auf Zellen andrer Typen zu finden sind, sind die beschriebenen keulenförmigen Dendrite nur den rosettenförmigen Zellen des zweiten und fünften Typus eigentümlich.

Einen ganz andern Charakter besitzen die Dendriten der zweiten Art dieser rosettenförmigen Nervenzellen. Indem er vom Zellkörper in Form eines mehr oder weniger dünnen glatten Fadens abgeht, wendet sich solch ein Dendrit auf die eine oder andre Seite und nachdem er eine kleine Strecke passiert ist, teilt er sich dichotomisch. Die Zweige, die durch diese Teilung entstanden sind, gehen ihrerseits in verschiedenen Richtungen auseinander, oder, was in der Mehrzahl der Fälle vorkommt, es bleibt ihre weitere Richtung eine gemeinsame. Diese sekundären Zweige, oder der sich nicht geteilte Faden fängt, nachdem er mehreremal seine Richtung verändert hat und sich mit andern Nervenfäden und Fasern verwickelt, die in demselben Ganglion oder neben ihm gelagert sind, mit einem Mal an, in ganz unbedeutender Ausdehnung sich reichhaltig und oft zu verzweigen. In Folge einer solchen di- und trichotomischen Teilung, und auch dadurch, daß von den dickeren Zweigen dünnere Seitenäste sich abzweigen, werden die Fäden immer dünner, so daß man als Resultat einer solchen schnellen Teilung den Eindruck erhält, daß die Dendriten dieser Art, nachdem sie sich auf eine kleine Strecke vom Zellenkörper entfernt haben, plötzlich in ein ganzes Bündel (4—10) sehr dünner Fäden zerfallen. Die letzteren gehen, sich schlängelnd und miteinander verwickelnd, gewöhnlich in einer gemeinsamen Richtung, wobei diese dünnen Fäden längs ihrem Gange, in der Mehrzahl der Fälle, ebenfalls plötzlich und alle zugleich einen varikösen Charakter annehmen. Diese Varikositäten oder Verdickungen werden, je näher sie zu der Endung der Fäden kommen, die den entsprechenden Endbündel von Verzweigungen der Dendriten zweiter Art bilden, zahlreicher, sammeln sich an und nehmen öfters eine bedeutende Größe an. In diesen Fällen haben die Verdickungen gewöhnlich eine platte Form von mehr oder weniger

regelmäßigen Konturen, oder sie erhalten Vorsprünge verschiedener Größe, unregelmäßige Umrisse. Nicht immer jedoch teilen diese Dendriten sich mehrfach, um endlich in ein Bündel von Fäden zu zerfallen, nicht weit von der Zelle, der sie angehören. Umgekehrt hatte ich oft Gelegenheit zu beobachten, daß vom Körper einer solchen Ganglienzelle ein bis vier Dendriten solcher Art ausgingen, von denen nur einige in der beschriebenen Weise in der Nähe endigten, wogegen man andre in Form von glatten, dünnen Fäden auf ziemlich große Strecken verfolgen und sehen konnte, daß sie in dieses oder jenes Nervenstämmchen eintreten, und weiterhin verschwinden. Ich habe zuweilen gesehen (Fig. 8 u. 9), daß die Dendriten zweiter Art der sympathischen Zellen II. Typus mit Endapparaten auf die Muskelzellen des Herzens aufgelagert sind. Es scheint mir nicht überflüssig, darauf aufmerksam zu machen, daß man in den besprochenen Zellen des zweiten Typus sehr deutlich und mit großer Beständigkeit, eine scheinbar gesetzmäßige Verteilung des Pigments in den einen oder andern Teilen der Zelle beobachten kann, — ein sehr unverständlicher Befund, jedoch wie mir scheint, ein sehr interessanter, — unverständlich ist er dank der völligen Unaufgeklärtheit der Frage über Pigmentation und der funktionellen Bedeutung des Pigments im allgemeinen.

In diesen Ganglienzellen ist das gelbbraune Pigment in Form der drei verschiedenen Formbildungen dargestellt, von denen oben die Rede war. Am stärksten und häufigsten sammelt sich das Pigment in den keulenförmigen Dendriten und zwar im Centrum der Endkeule; hier gibt es am häufigsten kugelförmige Bildungen, die an Vacuolen erinnern, die protoplasmatische Zwischenlagen besitzen, und mit Methylenblau zart blau gefärbt sind. Häufig sammelt sich hier das Pigment in Form von Pigmentschollen verschiedener Größe und Form, und in Form einfacher Körnelung. Im Körper dieser Nervenzellen kommt das Pigment weit seltener vor. Zuweilen gelingt es zu bemerken, daß das Pigment, im Zellkörper sich hauptsächlich in der Nähe des Austritts des Nervenfortsatzes ansammelt, niemals in den letzteren übergehend. Diese Fakta, die durch die genannten sehr zahlreichen Beobachtungen der Präparate des Herzens festgestellt sind, ermöglichen es mit Bestimmtheit hier und da die Anwesenheit von in diesem Falle mit Methylenblau nicht gefärbten Fortsätzen zu erkennen, und liefern noch ein Kennzeichen, mit dem es zuweilen möglich ist, schnell einen Nervenfortsatz von andern zu unterscheiden, die mit ihm ein gleiches Aussehen haben.

III. Typus (Fig. 14).

Obgleich die Zellen dieses Typus auch in großer Zahl in Ganglien angetroffen werden, kann man sie doch häufiger, leichter und mit großer Deutlichkeit bald einzeln, bald kleine Ganglien bildend, beobachten.

Ihr Körper hat die verschiedensten Formen. Diese Nervenzellen erscheinen häufiger, als die Ganglienzellen andrer Typen bi- und sogar unipolar, jedoch sind viele von ihnen auch multipolar. Die bipolaren Zellen haben gewöhnlich beide Pole in entgegengesetzter Richtung, wobei in den Fällen, wo ihr Körper stark gedehnt erscheint, und wenn, in der Mehrzahl der Fälle, dabei der Zellenkern an einem Ende liegt, der Nervenfortsatz gerade von dem Pole abgeht, bei dem der Kern liegt. Was die unipolaren Zellen anbelangt, so geht von ihrem Zellenkörper ein dicker Dendrit ab, von dem etwas später der Nervenfortsatz sich abzweigt.

Der Nervenfortsatz hat gewöhnlich das Aussehen eines mehr oder weniger dünnen, glatten Fadens, der zuweilen in den Achsencylinder einer markhaltigen Nervenfaser übergeht, mit allen seinen charakteristischen Eigentümlichkeiten.

Außer dem Nervenfortsatz gehen von den Ganglienzellen des dritten Typus gewöhnlich eine verschiedene Anzahl von Dendriten aus. Ich werde mich nicht bei der Beschreibung dessen aufhalten, was für eine Form des Ursprungs dieser Dendriten vom Zellenkörper existiert, da ich in dieser Beziehung nichts Neues zu dem hinzufügen kann, was nicht schon über diese Frage bei der Beschreibung von Zellen der vorhergehenden Typen gesagt wäre; bei ihrer weiteren Verbreitung zeigen diese Dendriten, wie es mir scheint, sehr viel originelles und interessantes. Vor allem muß ich darauf hinweisen, daß die Dendriten dieser Art eine sehr verschiedene Länge haben, entweder im selben Ganglion endigen, zu dem auch die Zelle selbst gehört, als deren Fortsätze sie erscheinen, oder sich über seine Grenzen erstrecken. Im letzteren Falle erstrecken sie sich auf große Entfernungen. Sie ziehen sich bald ohne Teilung bis zur Bildung ihres Endapparates hin, bald teilen sie sich mehr oder weniger mannigfaltig auf ihrem ganzen Wege. Im letzteren Falle teilt sich zuweilen beinahe gleich der Dendrit auf zwei sekundäre Äste, nachdem er den Zellenkörper in Form eines ziemlich umfangreichen, cylinderförmigen Fadens verlassen hat. Diese Äste laufen nach verschiedenen Richtungen hin und endigen mit Endapparaten in Form von Platten und Keulen.

Zuweilen fängt eine solche Teilung entfernter vom Zellenkörper an; die sekundären Äste, die durch diese Teilung entstanden sind, teilen sich ihrerseits mehrfach dichotomisch und so weiter, wobei die entstehenden Fäden immer dünner werden, und alle Verzweigungen sich öfters auf große Flächen zerstreuen. Der eine oder andre von diesen Dendriten berührt mit seiner Endplatte die Kapsel einer Zelle, indem er zu einer von den Nervenzellen des Ganglions herantritt oder neben ihr endigt. Zuweilen jedoch endigen die Dendrite der Zellen des dritten Typus nicht auf einmal auf ihr oder an ihr mit Endplatten, nachdem sie zu der einen oder andern Nervenzelle herangetreten sind, sondern umflechten sie zuerst in verschiedenen Richtungen, indem sie sich miteinander auf der Peripherie ihrer Kapsel verwickeln.

Was jetzt die genaueren Angaben darüber anbelangt, wie und auf oder in welchen Gewebeelementen der Herzwand man diese plattenförmigen Endapparate beobachten kann, so muß ich in dieser Beziehung bemerken, daß diese Apparate, in der größten Mehrzahl der Fälle frei im Bindegewebe des Visceralblattes des Pericardiums bald außerhalb des Ganglions, bald in ihm liegen. Im letzteren Falle kann man sie viel öfter in den freien Zwischenräumen zwischen einzelnen Nervenzellen gelagert sehen, wo man auch bei der genauesten Untersuchung keine Anzeichen von der Anwesenheit von Nervenzellen konstatieren kann, wenn auch solcher, die sich in diesem Falle nicht gefärbt haben, und nur zuweilen erscheinen sie auf denselben gelagert. In solchen Fällen, wo die Kapsel der Zelle sich mit Methylenblau gefärbt erweist, kann man sich gewöhnlich davon überzeugen, daß diese Platten niemals unter der Kapsel gelagert erscheinen, sondern nur an ihren äußeren Flächen liegen. Zuweilen bemerkt man in solchen Fällen, wie dieses besonders deutlich auf einem von meinen Präparaten zu sehen ist, wo die Kapsel der Zelle von unregelmäßiger Form und Umriß ebenfalls von Methylenblau zart blau gefärbt erscheint und in ihr deutlich Körner eines gelben Pigments hervortreten, daß ein dicker, hinzutretender Faden sich an der äußeren Fläche dieser Kapsel teilt und weiterhin auf ihr mit zwei Endapparaten verschiedener Form und Größe endigt, indem er sie umschlingt. Ich besitze jedoch ein Präparat aus dem rechten Vorhof eines Pferdeherzens, auf dem man sehen kann, wie vom Zellenkörper einige Fortsätze herauskommen, von denen der eine als Nervenfortsatz aus der Kapsel heraustritt, die andern als Dendriten scheinbar mit Platten unter ihr endigen, indem sie den Zellenkörper umflechten.

Die Größe, Form und das Aussehen der Endapparate, mit denen die Dendriten der Zellen des dritten Typus endigen, ist sehr verschieden. Bald haben sie die Form einer ziemlich regelmäßigen mehr oder weniger komprimierten Kugel oder eines Ellipsoids, bald erscheinen sie birnförmig, bald präsentieren sie sich in Platten, die die Form verschiedener polygonaler Figuren haben. Überhaupt haben sie die verschiedensten Umrisse, die verschiedensten Kombinationen mannigfaltiger Flächen (wie flachen, so auch gebrochenen und schrägen). Auch ihre Größe ist verschieden, wobei sie zuweilen die Größe der Zelle erreichen können, deren Dendritenendigung sie vorstellen. Was das Aussehen dieser Nervenbildungen anbelangt, so weise ich in dieser Beziehung nur darauf hin, daß man unter ihnen einfache und komplizierte Apparate unterscheiden muß, wobei man unter letzterer Benennung das versteht, daß zuweilen der eine oder andre Dendrit nicht mit einem Endapparat in Form einer Platte oder Keule endigt, sondern mit einigen, die hintereinander gelagert erscheinen und mit einander wie ein Rosenkranz verbunden sind.

Ich beschäftigte mich nicht speziell mit der Aufklärung der feinsten fibrillären Struktur der Nervenelemente, die in der Herzwand der Säugetiere gelagert sind. Da ich jedoch unter anderm einige zu dieser Frage gehörige Angaben erhalten habe, möchte ich sie nicht vollständig ignorieren. Die besten Präparate in dieser Beziehung behandeln eben die Nervenendapparate, mit denen die Dendriten der Ganglienzellen des dritten Typus endigen. Hier sind bald ganze, sehr dünne Fibrillen deutlich zu sehen, die sich zuweilen auf eine Strecke hinziehen und Schlingen bilden, oder ihre Fragmente. Diese Fibrillen bilden ein feinstes Netz, das sehr dicht ist, wobei es natürlich schwer zu sagen ist, ob diese Fibrillen sich miteinander verbinden, oder nur verflechten. Dieses Netz erscheint gleich dicht, sowohl in den peripheren Abschnitten des keulenförmigen Apparates, wie in den centralen.

Indem ich die Beschreibung der Zellen des dritten Typus endige, scheint es mir nicht überflüssig, darauf aufmerksam zu machen, daß die zu besprechenden Endplatten zuweilen stark pigmentiert sein können, wobei dieses Pigment in Form von Schollen auftritt, die sich an einer Stelle in verschiedener Menge angesammelt haben.

IV. Typus (Fig. 16).

Aus dem Körper der Ganglienzellen dieses Typus sprießt, wie auch aus den Zellen andrer Typen, eine ungleiche Anzahl von Fortsätzen. Diese Fortsätze haben, indem sie von verschiedenen Stellen ausgehen

und sich nach allen Richtungen begeben, eine verschiedene Länge und Breite. Es ist möglich unter ihnen einen Nervenfortsatz zu unterscheiden.

Was die Dendriten anbelangt, so konnte ich unter ihnen solche beobachten, die mit besonderen Endapparaten im selben Ganglion, dem die Zelle angehört, endigten, wie auch solche, die die Grenzen dieses Ganglions überschreiten und sich in Nervenstämmchen verlieren, indem sie sich mit deren Fasern verflechten. Anderseits jedoch habe ich auch gesehen, daß in das Ganglion eine marklose Nervenfaser eintritt und auf dieser oder jener Zelle mit einem Apparat endigt, der dem gleich ist, mit dem die Dendriten des entsprechenden Typus endigen. Ich meine aus diesem Grunde, daß von den Dendriten vierten Typus diejenigen, welche die Grenzen des Ganglions überschreiten, in einem andern Ganglion mit ihrem Endapparat endigen.

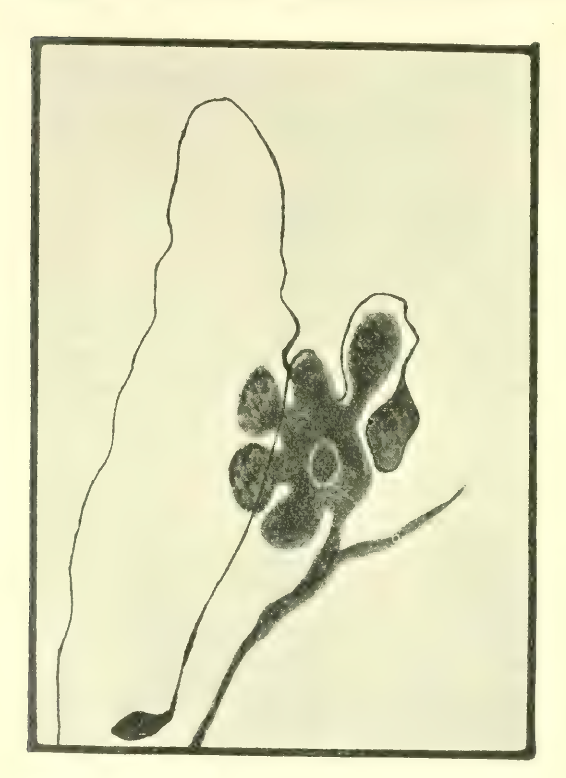
Nach ihrem Charakter gleichen diese Dendriten den Dendriten der Zellen des dritten Typus bis zu ihrem Übergang in den Endapparat, was jedoch die letzteren anbelangt, so haben sie nichts Gemeinsames. Nachdem sie eine größere oder kleinere Strecke durchlaufen sind, fangen die Dendriten der Ganglienzellen des vierten Typus an sich auf einer kleinen Strecke wiederholt zu verzweigen. Indem sie sich mehrfach dichotomisch teilen und Seitenzweige liefern, zerfallen sie endlich in Endzweige, die gewöhnlich mit Verdickungen der verschiedensten Größe, Form und Aussehen versehen sind. Diese Endzweige bilden bald eine einfache Form von Büscheln, bald eine kompliziertere Form, zuweilen dichte Sträuche. Auf Fig. 16 sieht man die Lage des sich teilenden Endzweiges auf der benachbarten Zelle. Meine Meinung ist, daß Dank einer solchen Lagerung der Endapparate der Dendriten der Zellen vierten Typus eine Verbindung von Zellen eines Typus, oder verschiedener Typen erreicht wird.

V. Typus (Textfig. 3).

Der Körper dieser Zellen hat in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger regelmäßige Umrisse und erscheint bald rund, bald oval, aber mitunter ist derselbe auch von unregelmäßiger Form, was man z. B. auf der Textfig. 3 sehen kann. Von ihm gehen Fortsätze dreierlei Art ab: 1) ein Nervenfortsatz (*n*), 2) einige kurze keulenförmige Fortsätze, welche den Zellen dieses Typus das Aussehen einer Rosette verleihen und gemeinschaftlich für die Zellen des fünften und zweiten Typus sind (*d*), 3) einige mit Endkolben oder Platten endigende Fortsätze.

Diese Dendriten erscheinen gemeinsam für die Zellen des fünften und dritten Typus (*D*).

Über den Nervenfortsatz kann man nur sagen, daß er vom Körper der Zelle ab sich gewöhnlich nach diesem oder jenem Nervenstämmchen begibt, in dasselbe eintritt und sich mit den andern Nervenfasern vermischt, so daß seinen weiteren Weg zu verfolgen unmöglich wird; man verliert die Gewißheit, daß man eben eine und dieselbe Faser beobachtet, daß das Auge nicht auf eine andre Nachbarfaser übergegangen ist.



Textfig. 3.
Sympathische Zelle des V. Typus. Pferdeherz. LEITZ Oc. 4, Obj. 7. Methylenblaufärbung.

Die keulenförmigen Dendriten der ersten Art der sympathischen Zellen des fünften Typus unterscheiden sich absolut durch nichts von den gleichen Dendriten der Zellen des zweiten Typus, die oben beschrieben sind, und darum werde ich mich in ihrer Beschreibung kurz fassen. Wie es bei den Dendriten der ersten Art der Ganglienzellen des zweiten Typus angegeben war, liegen sie unter der Kapsel. Diese Dendriten teilen sich zuweilen, obgleich solch eine Teilung nur selten beobachtet wird, und bestehen aus dem Endapparat — umfangreiche Anhäufung des Protoplasma und des Dendrits — des mehr oder weniger dicken Füßchens oder Stengels, welcher die Endkeule mit dem Körper der gegebenen Zelle vereinigt (Textfig. 3). Solche Endkeulen sind von verschiedener Größe und mannigfaltiger Form.

Gleich dem, was oben betreffs der Zellen des zweiten Typus gesagt ist, muß ich jetzt auch bei den Zellen des fünften Typus darauf

hinweisen, daß in den Endkeulen der beschriebenen Dendriten der ersten Art häufig sich das Pigment der gelben Grundfarbe, aber verschiedener Schattierungen anhäuft, was auch auf der beigefügten Abbildung zu sehen ist (Textfig. 3). Auf den mit Methylenblau gefärbten Präparaten bekommt dieses Pigment mitunter eine grünliche Schattierung.

Die Dendriten der zweiten Art der sympathischen Zellen des fünften Typus, wie das schon oben erwähnt war, erscheinen analog mit den Dendriten der schon früher beschriebenen Zellen des dritten Typus. Sie sind bald kurz und gehen nicht über die Grenzen des Ganglions, zu dem die Zelle selbst gehört, bald — im Gegensatz — gehen alle oder ein Teil von ihnen über diese Grenzen. Sie enden mit Endkolben oder Platten von verschiedener Größe und mannigfaltiger Form, wobei sie in den meisten Fällen eine runde, ovale oder birnenförmige Form haben (Textfig. 3).

Es kann natürlich verschiedene Prinzipien der Klassifikation der Nervenzellen geben, aber die größere Bedeutung hat solch eine Klassifikation, welche in ihrer Grundlage vollere und vollendetere Tatsachen hat. Die Nervenzellen, z. B. der Hirnrinde werden auch noch jetzt nach der Größe ihrer Körper klassifiziert, allein das ist ein Mangel und kein Verdienst unserer Wissenschaft, da auch vom physiologischen und anatomischen Gesichtspunkte aus die Apparate, mit denen die Fortsätze der Nervenzellen enden, eine weit größere Bedeutung haben als die Körpergröße der letzteren, oder Länge, Dicke und Verzweigungscharakter dieser Fortsätze. Auf diesen letzten Prinzipien war die schematische Klassifikation von A. Dogiel, wie wir schon früher sahen, gebaut. Es ist folglich klar, daß gerade in ihrer Grundlage meine Klassifikation und die Klassifikation Dogiels verschieden sind und es bleibt mir persönlich der Versuch Mollards (74), diese zwei Klassifikationen in Übereinstimmung zu bringen, völlig unklar. Ich kann es nur damit erklären, daß wie schon im Vorwort angegeben war, Mollard die Frage eines ihm fremden Gebietes bearbeitete und ungenügend in das Wesen der Sache eindrang und darum jenen prinzipiellen Unterschied, welcher zwischen den zwei angeführten Klassifikationen existiert, nicht erfassen konnte.

c. Endigungen der Nervenfasern in den Herzganglien (Fig. 15, 18, 22).

Jedes Herzganglion befindet sich in Verbindung mit einer großen Zahl von markhaltigen und marklosen Nervenfasern, aus denen einige in das Ganglion treten, während andre aus demselben herauskommen.

Diese letzteren sind Fortsätze von Nervenzellen dieser Ganglien oder auch (solcher Fasern gibt es wenige) solche Fasern, welche, in das Ganglion tretend, dasselbe durchsetzen, mitunter Collaterale abgebend. Was die hinzutretenden Fasern anbetrifft, so sind sie nach ihrer Abstammung zweierlei. Die einen von ihnen erweisen sich als Fortsätze von Zellen, welche in nachbarlichen Herzganglien liegen, d. h. sie haben einen gleichen lokalen Ursprung; die andern treten in die Herzwand von außen. Die Fasern der ersten Gruppe in den Herzganglien sind mit typischen, den Dendriten der Zellen der II., III., IV. und V. Typus eigentümlichen Endapparaten, die oben beschrieben sind, versehen. Die Fasern aber der zweiten Gruppe enden in den Herzganglien mit besonderen Geflechten, bald speziell für einzelne Zellen des Ganglions bestimmt, bald mit gemeinschaftlicher Bedeutung für das ganze Ganglion.

Der erste, der auf die Anwesenheit solcher Endigungen in den Herzganglien hinwies, war Ehrlichs Schüler Aronson (1886): Bei der Anwendung vitaler Methylenblaufärbung konstatierte Aronson (3) die Anwesenheit eines Nervennetzes um die Ganglienzellen des Kaninchenvorhofes, infolgedessen er diese Ganglien für sympathische hielt, während die um die Kammerbasis liegenden Zellen, auf der Grenze zwischen den Vorhöfen und Kammern und in der Scheidewand der letzteren, nach Aronson, kein Pericellulärnetz haben und dadurch sich von den zweifellos sympathischen Zellen des Vorhofs unterscheiden.

A. Smirnow (1895) erwähnt ähnliche Endigungen. Diesem Autor (55) gelang es mitunter zu beobachten, wie einige benachbarte oberflächliche Netze, welche um einzelne Zellen lagen, sich durch einen gemeinschaftlichen Nervenfaden verbanden, welcher auf seinem ganzen Wege marklos blieb; außerdem kam es ihm auch häufig vor, bei den Ganglienzellen der Vorhöfe und teils auch der Kammern zu bemerken, daß die an den einzelnen Zellen endigenden Nervenfasern sich untereinander zu einer gemeinschaftlichen Nervenfaser vereinigten, welche früher oder später eine markhaltige Einfassung bekommt; mit andern Worten: von einer markhaltigen Faser nehmen 2—3—4 marklose variköse Fasern, von denen jede um eine besondere Nervenzelle des Herzganglions mit einem Netz endet, ihren Ursprung.

Dieser Bestätigung schließt sich völlig auch V. Schmidt an. Er sagt nämlich (60), daß mit pericellulären Netzen auf den Zellen der Herznervenknoten Nervenfasern von wenigstens zweierlei Ursprung enden; ein Teil von ihnen entsteht aus den Stämmchen der markhaltigen Fasern, nach A. Smirnow, der andre Teil aber nimmt seinen

Ursprung im Myocardium des Herzens und geht in einzelnen Fasern bis zum Ganglion, wo auch er in ein Endnetz zerfällt.

Nach DOGIEL enden in den Herzganglien auch wenigstens zweierlei Fasern verschiedenen Ursprungs. Von Fasern der ersten Gattung gibt es markhaltige und marklose. Wie die einen so stehen auch die andern in gleicher Beziehung zu den Ganglien; einige von ihnen enden vollständig mit allen ihren Endverzweigungen in einem Ganglion, während andre auf ihrem Wege zuerst andern Ganglien Ästchen abgeben. Ihre Endverzweigungen umflechten alle Ganglienelemente, d. h. wie die Ganglienzellen, so auch ihre Fortsätze. Die Fasern der ersten Art bilden in den Ganglien ein kompliziertes und äußerst dichtes Geflecht. Wenn zusammen mit den Fädchen der pericellulären Geflechte auch die Zellkapseln sich färben, ist es leicht zu bemerken, daß diese Fädchen an der Oberfläche der Zellenkapsel verlaufen, ohne je in sie einzudringen. Alles eben Gesagte ist auch betreffs der Geflechte um die Zellenfortsätze richtig, wo diese Geflechte um die Fortsätze, Fortsetzung der Pericellulärgeflechte sind. Es ist klar, daß A. DOGIEL die Fortsetzung der Zellenkapsel auf den Dendriten bis zum Zerfall in Endverzweigungen, worüber früher gesprochen wurde, voraussetzend, die Möglichkeit der unmittelbaren Berührung der Geflechtsfäden, von denen die Rede ist, mit Dendriten auch nur an der Stelle ihrer Endverzweigungen sieht.

Die Geflechte vieler Ganglien sind untereinander durch dünne variköse Fäden verbunden. Die Nervenfasern der zweiten Art färben sich, nach A. DOGIEL, schwerer wie die beschriebenen mit Methylenblau. Ihr Unterschied von den Fäden der ersten Art besteht im Charakter der markhaltigen Fasern. Wenn in ein bestimmtes Ganglion einige Fäden der zweiten Art treten, gehören diese letzteren nicht immer alle verschiedenen Fäden an, sondern oft einem und demselben, welcher nach mehrmaliger Teilung eine verschiedene Zahl von Ästchen zu den Ganglien sendet. Jeder Faden der zweiten Art teilt sich vor dem Markverlust in zwei bis drei und mehr dicke Fasern, welche, sich um die Ganglienzellen windend, in eine große Zahl von Fädchen zerfallen, von denen jedes die Zellenkapsel durchbohrt und ihren Körper mit zahllosen, in verschiedenen Richtungen sich durchkreuzenden Windungen umflechtet, wobei es auf seinem Wege kurze Seitenfäden abgibt. Die letzteren verflechten sich so untereinander, daß sie eine Art Knäuel bilden, als dessen Kern der Zellenkörper selbst erscheint. Der Unterschied der Fäden der ersten und zweiten Art besteht, nach DOGIEL, in der Form und Größe der Endknäuelchen, der Dicke und

Varikosität der Fäden, die dieselben bilden. Die Knäuelchen, welche von den Fäden der zweiten Art gebildet sind, sind kleiner, die sie bildenden Fäden aber dicker und variköser; diese letzteren Endknäuelchen betrachtet Prof. A. Dogiel als den ähnlichen Nervengebilden entsprechend, die von S. Mayer (1897) und Held (1897) beschrieben sind.

Die Verzweigungen der Fäden der zweiten Art umflechten, nach A. Dogiel, nur eine kleine Zahl von Ganglienzellen, diese Zellen haben haben kleinere Dimensionen, infolgedessen setzt er voraus, daß die Fasern der zweiten Art an der Peripherie nur der Zellen des ersten Typus enden. Alle sogenannten Pericellulärgeflechte, beschrieben von Ramon y Cajal, van Gehuchten, Kölliker u. a., hält A. Dogiel für Endungen der Fasern der ersten Art. Nach diesem Autor gehören zu den Fäden der ersten Art: a. viele, vielleicht sogar alle marklosen Fasern, aber nur sehr wenige markhaltige, welche in den Herzganglien enden, wobei wie die einen so auch die andern zu den Zellen dieser Ganglien gehören; b. alle übrigen markhaltigen Fasern, wahrscheinlich auch einige marklose, wobei wie die einen so auch die andern ihren Ursprung von den Zellen außerhalb des Herzens liegender sympathischer Ganglien nehmen. Die Nervenfasern aber der zweiten Art, soll man, nach A. Dogiel, zu den cerebrospinalen zählen.

Die Resultate meiner Untersuchungen betreffs der Nervenendigungen in den Herzganglien stimmen in vielem mit den Daten der früheren Autoren überein, teils aber ergänzen sie dieselben. Nach meinen Beobachtungen existieren in den Herzganglien und auch andern Organen dreierlei Endungen der hinzutretenden Fasern: 1) interkapsulierte Nervengeflechte, 2) perikapsuläre Nervengeflechte und 3) pericelluläre Nervengeflechte.

ad 1) Diese Geflechte bilden sich wahrscheinlich nur aus marklosen Nervenfasern. Mitunter erweist es sich übrigens, daß auch einige markhaltige Fasern, nachdem sie vorhergehend ihre Myelinscheide verloren haben, auch Anteil an der Bildung der Interkapsulärgeflechte nehmen, allein infolge äußerster Kompliziertheit und Verwicklung des allgemeinen Bildes kann man dies kategorisch nicht bestätigen. Die marklosen varikösen Nervenfasern beginnen sich stark zu teilen, indem sie sich dem Ganglion nähern und in dasselbe treten; die von solch einer Verzweigung entstandenen Ästchen teilen sich weiter und winden sich zwischen den das Ganglion herstellenden Nervenzellen, wobei sie sich niemals unter die Kapseln dieser Zellen lagern, sondern sie laufen nach der Peripherie derselben und plazieren

sich folglich zwischen den die einzelnen Ganglienzellen bekleidenden Kapseln. Auf der ganzen Strecke ihres komplizierten und verwickelten Weges behalten diese Nervenfäden und Ästchen beständig den varikösen marklosen Charakter. Sie erweisen sich als sehr fein und zart und umflechten die Kapseln der einzelnen sympathischen auf ihrem Wege vorkommenden Zellen (Fig. 18), verwickeln und verflechten sich miteinander, anastomosieren häufig untereinander und bilden infolgedessen ein ganzes Nervengeflecht oder Netz, welches das ganze gegebene Ganglion durchdringt. Es scheint mir äußerst interessant und wichtig darauf hinzuweisen, daß kraft ihres Baues und ihrer Bildung diese interkapsulären Geflechte oder Netze, wahrscheinlich als Verbindungsstellen einzelner verschiedenen Neuronen gehörenden Nervenfasern erscheinen; in dieser Beziehung erweisen sich die beschriebenen interkapsulären Geflechte oder Netze analog mit jenen nervösen Endnetzen, welche unten beschrieben werden und welche von mir wie im Verbindungsgewebe des visceralen Pericardialblattes so auch im Endocard gefunden wurden.

ad 2) Bei einzelnen isoliert liegenden Zellen kommen dieselben Endungen vor, welche man auch in ganzen in der Herzwand liegenden Ganglien konstatieren kann und deshalb beschränke ich mich nur auf die Beschreibung der letzteren. Unter ihnen kann man deutlich die Endungen zweier Arten sehen, welche in beiden Fällen in Form von Netzchen oder Geflechten erscheinen, welche um die einzelnen Ganglienzellen lagern. Diese zweierlei Endigungen unterscheiden sich voneinander wie nach dem Charakter der sie herstellenden Fasern, so auch darin, daß die einen von ihnen um die Kapsel der Nervenzellen auf ihrer Oberfläche lagern und nie innerhalb dieselbe dringen, während andre unter der Kapsel liegen und folglich die Zelle selbst umflechten.

In dieses oder jenes Herzganglion tritt gewöhnlich eine große Zahl von markhaltigen und marklosen Nervenfasern. Ein Teil dieser letzteren geht durch das Ganglion, sich zwischen seinen einzelnen Zellen windend und sie mitunter umflechtend, während der andre Teil im Ganglion an dieser oder jener ihrer Nervenzellen endet. Was jetzt die markhaltigen Fasern anbetrifft, so geben sie in das Ganglion tretend, auf den Einschnürungen Ranviers marklose Seitenästchen ab und teilen sich auch dichotomisch. Sich teilend, verlieren sie oft die markhaltige Einfassung und verwandeln sich in mehr oder weniger glatte, feine Nervenfaden, dem allgemeinen Aussehen nach völlig den andern hier ebenfalls durchgehenden marklosen Nervenfaden ähnelnd. Nachdem die markhaltigen Nervenfasern

ihre Myelinscheide verloren haben, verzweigen sie sich, wie auch diejenigen Fasern, welche, so lange wie man sie verfolgen kann, die ganze Zeit als marklos erscheinen, winden sich um diese oder jene Nervenzelle, auf der Peripherie ihrer Kapsel lagernd. Auf so eine Weise alle Teile der Ganglienzelle umflechtend, d. h. wie den Körper selbst, so auch die umfangreichen, dicken Fortsätze, gehen die von wiederholten Teilungen entstandenen Ästchen nach allen möglichen Richtungen und auf den verschiedensten, mitunter äußerst komplizierten und verwickelten, unregelmäßigen krummen Wegen. Sich untereinander verflechtend, bilden diese feinen varikösen Endfädchen perikapsuläre Geflechte oder zarte Endnetzchen. An der Bildung des perikapsulären Geflechts nehmen bald eine, bald mehrere Nervenfasern, welche mitunter von allen Seiten zur Zelle gehen, Anteil, wobei einige von ihnen nicht als bildende, sondern nur als das Geflecht mit andern ähnlichen verbindende erscheinen (s. Fig. 22).

ad 3) Was jetzt die wahren Pericellulärgeflechte anbetrifft, bleibt mir über dieselben weniges zu sagen. Diese, auch Endnetzchen vorstellenden, Geflechte färben sich äußerst schwer mit Methylenblau. Sie lagern unter der Kapsel, wie es auf Fig. 15 zu sehen ist, und haben infolgedessen im Durchschnitt einen bedeutend kleineren Umfang als die perikapsulären Netzchen. Außer der, durch die Lage unter der Kapsel begründeten Größe, unterscheiden sich die Pericellulärgeflechte von den perikapsulären auch im Charakter der sie bildenden Nervenfädchen. Diese Fädchen sind gewöhnlich, wenn auch nicht immer, dicker, ihre Verdickungen und Varikositäten erscheinen größer und dabei sind sie auch noch dichter mit diesen Varikositäten besät. Alle diese so unbedeutenden Kennzeichen geben gemeinschaftlich den Pericellulärgeflechten ein recht charakteristisches Äußere, charakteristisch wenigstens in so weit, daß es immer möglich erscheint, sie von den Perikapsulärgeflechten zu unterscheiden,

Sensible Nervenendapparate.

Eine große Zahl dicker und feinerer markhaltiger Nervenfasern, wie auch markloser, enden frei im Bindegewebe des Epicardiums mit Nervenendapparaten von verschiedenster Größe, Form und Aussehen.

Alle diese freien sensiblen Endigungen verteilen sich schroff auf zwei Gruppen. Zur ersten dieser Gruppen gehören die Nervenendapparate mit verschiedener Form von Endplatten und Keulen, während die zweite Gruppe Endungen in Form von Sträuchlein,

Netzchen und Knäuelchen, sowohl uneingekapselte, wie auch eingekapselte enthält.

Allein in der nachfolgenden Beschreibung der sensiblen Endungen der Nerven im Epicardium, werde ich einer andern Verteilung dieser Endungen folgen: ich werde gesondert die eingekapselten und uneingekapselten Nervenendapparate, die in dieser Schicht der Herzwand liegen, beschreiben.

4. Eingekapselte sensible Nervenendapparate.

In der Dicke des visceralen Pericardialblattes sind von mir zuerst drei Typen eingekapselter Nervenendapparate gefunden worden. Diese drei Typen der sensiblen Nervenendapparate sind folgende: A. Eingekapselte Nervenknäuelchen, B. eingekapselte Nervenknäuelchen mit Grundplatte (»die Basalplatte«), C. knäuelförmige Nervenapparate mit Endplatten und Keulen.

ad A. Zur Beschreibung der eingekapselten Nervenknäuelchen übergehend, muß ich allererst darauf hinweisen, daß sie von den dicken markhaltigen Fasern gebildet werden, welche ihr Mark näher oder weiter vom Endapparat verlierend, zu demselben in Form eines recht dicken Nervenfadens, der an einer Stelle verbreitert, an andrer verengt ist, gehen. Unterwegs teilt sich mitunter diese Faser, mitunter gibt sie Seitenästchen ab, wobei sie fast immer als von dem oder jenem Nervenstämmchen des Grundgeflechts ausgehend erscheint. Ihre Teilung beginnt an der Bildungsstelle des Endapparats, wobei in solchen Fällen gewöhnlich die Apparate, welche von einzelnen aus so einer Teilung entstandenen Ästchen gebildet werden, sich nebeneinander lagern (Fig. 25).

Ich beschreibe nicht, wie aus der zugehenden Nervenfaser dieses oder jenes Knäuelchen gebildet wird, da ich nur das schon früher bei der Beschreibung der analogen Apparate des Herzbeutels Gesagte zu wiederholen hätte, ich weise nur darauf hin, daß die eingekapselten Knäuelchen gewöhnlich dichter erscheinen als die uneingekapselten, daß ihre Form in der Mehrzahl der Fälle regelmäßiger und die Umrisse gerader sind. Das ist natürlich durch die zusammenhaltende Wirkung der bindegewebigen Kapsel begründet. Eingekapselte Knäuelchen gibt es zweierlei: einfache und zusammengesetzte, d. h. sie können bald einzeln erscheinen, bald eine Kette bilden, sich unmittelbar untereinander zu einem Nervenästchen verbindend.

Man kann sogar sagen, daß im visceralen Pericardialblatt fast

nur solche zusammengesetzten eingekapselten Nervenknäuelchen vorkommen (s. Fig. 27), wobei man zuweilen eine ganze Kette der beschriebenen Endapparate beobachten kann; in dieser Kette bildet sich nur das erste eingekapselte Knäuelchen von den Endverzweigungen des Achsencylinders solch einer Nervenfaser, welche zum erstenmal sich von diesem oder jenem Nervenstämmchen des Grund- oder eigentlich pericardialen Geflecht abzweigt, jedes folgende, eingekapselte Knäuelchen dieser Kette bildet sich von den Verzweigungen derjenigen Nervenfäden und Fasern, welche sich vom vorhergehenden Nervenapparat desselben Typus abzweigten. Wir wollen hier noch bemerken, daß mitunter solche Fasern, die sich von einem Apparat abzweigen und mit ihren Verzweigungen ein andres bilden, auf ihrem Wege sich mit einer Myelinscheide bedecken und in so einem Falle mit RANVIERschen Einschnürungen versehen sind, d. h. diese Fasern eignen sich mitunter den Charakter der markhaltigen Fasern an. Folglich bekräftigen diese Tatsachen von neuem meine Hinweise, daß die Nervenendapparate sich untereinander und mit den markhaltigen Nervenfasern verbinden können, was ich in der Arbeit über die Innervation der Harnblase das erste Mal mitteilte. (Archiv für mikr. Anat. Bd. LXXI. 1907.) Die Kapsel der beschriebenen Endapparate erscheint blätterig, unmittelbar in sie gehen die SCHWANN- und HENLE-Scheiden der Nervenfasern über, welche mit jedem Apparat dieses Typus verbunden sind.

ad B. Allein außer dem, daß es von den eingekapselten Knäuelchen zwei Arten gibt, kann man unter ihnen noch eine Gruppe hervorheben, welche sich durch die Anwesenheit einer besonderen Grundplatte im Knäuelchen charakterisiert, welche äußerst deutlich auf den mit Methylenblau gefärbten Präparaten des Herzens sich hervorhebt.

Auf solchen Präparaten sehen wir, daß die zugehende markhaltige Faser, auf einer bedeutenden Strecke vor ihrer Endung die markhaltige Einfassung verlierend, nahe vor der Bildung des Endapparates sich dichotomisch und wiederholt teilt. Ein Teil von durch so eine Teilung entstandenen Ästen begibt sich nach verschiedenen Seiten, teilt sich reich unterwegs, nimmt einen varikösen Charakter an und verwickelt sich untereinander, während die andern zurückgebliebenen sich mit der ziemlich großen Grundplatte verbinden. Von dieser Platte geht wieder weiterhin eine bedeutende Quantität von Fäden und Ästchen aus, welche alle Veränderungen erleiden, die schon früher beschrieben wurden und denen die knäuelförmige Endapparate bildenden Nervenfädchen ausgesetzt werden. Sie verflechten sich mit

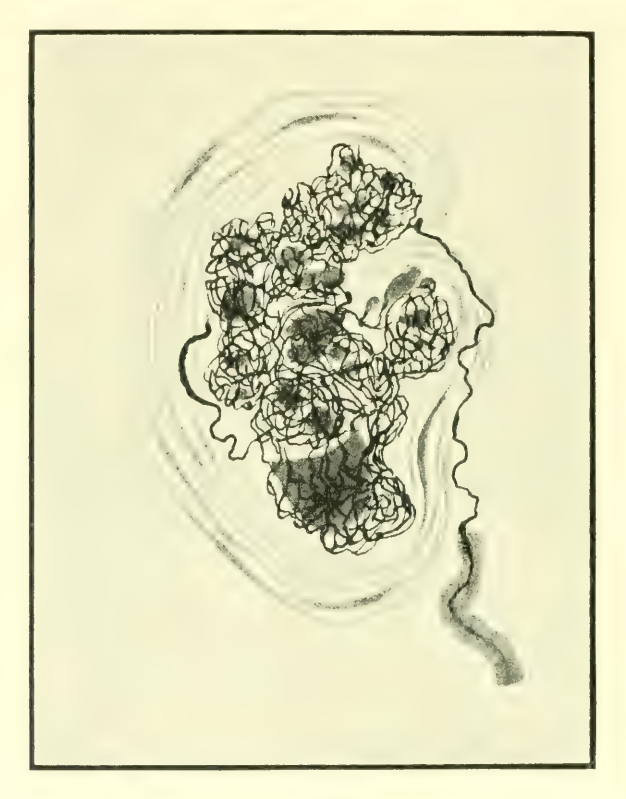
den Fäden und Ästchen, die der Grundplatte entsprungen sind und bilden zusammen mit denselben einen der oben beschriebenen ähnlichen Endapparate in Form eines oder mehrerer Knäuelchen.

Diese Grundplatten haben eine sehr mannigfaltige Größe, verschiedene Form und Aussehen. Allein am häufigsten erscheinen sie fast regelmäßig oval oder eiförmig. Mitunter kann man sehen, wie die zugehende Faser eine derartige Grundplatte bildet und von dieser letzteren geht eine größere oder kleinere Anzahl von Fäden verschiedener Länge Umfang aus. Von der Grundplatte fortgehend, bilden dieselben ein Nervenknäuelchen. Von diesem letzteren zweigen sich zuweilen verbindende Nervenfädchen ab, welche diesen Endapparat mit einem andern Apparat desselben Typus verbinden. Die Kapsel der beschriebenen Nervenknäuelchen mit der Grundplatte erscheint ebenso wie bei den Nervenendapparaten des vorhergehenden Typus.

ad C. Vor 2 Jahren wurde von mir ein neuer Typus von eingekapselten sensiblen Nervenendapparaten beschrieben, welcher im Visceralblatt des Pericardiums gefunden wurde. (Anatomischer Anzeiger. Bd. XXXI, 1907.) Zwei Endapparate dieses Typus sind auf den beigefügten Textfig. 4 und 5 abgebildet. Auf der Textfig. 4 ist so ein Nervenendapparat dieses Typus abgebildet, auf welchem deutlich, klar und rein der allgemeine Plan und die Idee des Baues dieses meiner neuen Nervenendkörperchen zu sehen ist. Hier sehen wir, daß zum Körperchen eine dicke, markhaltige Nervenfaser geht, welche auf einer bestimmten Entfernung von demselben ihre Myelinscheide verliert und dann in den Innenkolben des Körperchens dringt. Hierher eingedrungen, beschreibt sie an der inneren Wand der Kapsel einen Halbkreis und verbindet sich mit einer besonderen Art von plattenartigen Gebilden recht bedeutender Größe und unregelmäßiger Umrisse. Dieses Gebilde nannte ich Grundplatte, wobei ich mit diesem Terminus das bezeichnen wollte, daß die Nervenfädchen und Fäserchen, welche den ganzen Nervenapparat dieses Typus bilden, erst von dieser Platte von neuem beginnen.

Dieser Endapparat besteht, wie man es deutlich auf der Textfig. 4 sehen kann, aus zwei elementaren Teilen: 1) aus einer großen Zahl von Endplatten und Keulen und 2) aus sphärischen Geflechten der Nervenfädchen, welche diese Keulen und Platten umflechten und welche, auch die angeführten einzelnen Geflechte miteinander verbindend und die Zwischenräume ausfüllend, ein Nervenknäuelchen bilden.

Von der Grundplatte geht gewöhnlich eine geringe Zahl von Ästchen, welche sich weiter teilen, mit einander anastomisieren und die Grundplatte umflechten. Von diesem Geflecht gehen weiterhin Nervenfädchen ab, welche mit den andern von der Grundplatte sich abzweigenden Fäserchen, die aber keinen Anteil an der Bildung des Geflechtes nahmen, welche diese Platte umgibt, und verbreiten sich



Textfig. 4.

Knäuelförmiger Endapparat mit Scheiben. Epicard des Pferdes. LEITZ Oc. 4, Obj. 7. Methylenblaufärbung.

weiter über den ganzen Raum des inneren Kolbens der beschriebenen Körperchen. Ein Teil von ihnen endigt nach zahlreicher Teilung und kompliziertem gewundenem Wege mit Endplatten und Keulen, während der andre Teil auf eine äußerst große Anzahl der feinsten Nervenfäserchen zerfällt, welche die angeführten Keulen und Platten weiter umflechten.

Auf der Textfig. 5 ist der zweite Endapparat des beschriebenen

Typus abgebildet. Hier können wir wieder alle jene Gebilde finden, die wir auch im vorhergehendem Falle sahen, allein das allgemeine Aussehen dieses Körperchens erscheint noch komplizierter. Hier sieht man auch eine zugehende dicke, markhaltige Nervenfaser, man sieht die Verbindung derselben mit der Grundplatte, man sieht viele Endplatten und Keulen, wie man endlich auch eine große Zahl von Endverzwei-



Textfig. 5.
Knäuelförmiger Endapparat mit Scheibe. Epicard vom Pferd. LEITZ Oc. 4, Obj. 7. Methylenblaufärbung.

gungen der feinsten Nervenfädchen, die diese Platten und Keulen umflechten und ein Nervenknäuelchen bilden, sieht. Allein der allgemeine Plan des Baues der Endkörperchen des beschriebenen Typus ist nach diesem Präparat schwer zu entziffern. Das hängt davon ab, daß auf diesem Präparat eine noch größere Anzahl von Nervenfädchen und Fäserchen vorhanden ist als auf dem vorhergehenden und diese Fädchen füllen ohne besondere Regelmäßigkeit den ganzen

Raum des inneren Kolbens des Körperchens aus, was im ersten Falle nicht war.

Außer diesen Verschiedenheiten zwischen den auf Textfig. 4 und 5 abgebildeten Endapparaten gibt es noch eine äußerst wesentliche und alles erklärende. Dieser Unterschied besteht darin, daß, während zum ersten Körperchen, welches auf Textfig. 4 abgebildet ist, nur eine dicke, markhaltige Faser geht, zum Endapparat, abgebildet auf Textfig. 5, zwei Nervenfasern gehen: eine — dick, markhaltig, wie im vorhergehenden Falle, die andre — dünn, varikös, marklos. Diese letztere verschwindet im inneren Kolben des Körperchens aus dem Gesichtskreis des Beobachters, indem sie sich mit den von der Grundplatte ausgehenden Ästchen vermischt. Auf Grund andrer Präparate, auf welchen man die Nervenendapparate dieses Typus beobachten kann, wird es bekannt, daß die angeführte, variköse zweite Faser den Achsencylinder einer dünnen markhaltigen Nervenfaser vorstellt, die früher ihre Myelinscheide verloren hat. Auf diesen Präparaten kann man auch sehen, daß dieser Achsencylinder in dem inneren Kolben des beschriebenen Nervenendkörperchens sein eignes Nervennetz bildet, unabhängig vom Nervennetz, welches von den von der Grundplatte sich abzweigenden Nervenfädchen gebildet wird. Das von den Verzweigungen der feinen markhaltigen Faser gebildete Netz und Geflecht dehnt sich über einen großen Raum des inneren Kolbens des Körperchens aus und liegt sowohl auf seiner Peripherie, wie auch in den centralen Teilen.

Solche Bildung finden wir in diesem neuen Typus von sensiblen Nervenendapparaten (seine Existenz wird in jüngster Zeit durch die Präparate des Martinow aus dem histologischen Laboratorium von A. Dogiel an dem medizinischen Institut für Frauen in Petersburg bestätigt, der diese meine beschriebenen Apparate in der Haut, welche die Papilla mammae bedeckt, fand. Die Arbeit von Dr. Martinow ist noch nicht veröffentlicht, aber ich sah, dank seiner Liebenswürdigkeit, seine Präparate), ein neues Beispiel der äußerst interessanten Tatsache, daß in einem und demselben Nervenkörperchen mitunter zwei Nervenapparate liegen (s. ausführliche Auseinandersetzung dieses Verhaltens in meiner Arbeit, gedruckt im Archiv für mikr. Anatomie, Bd. LXXI, und auch im Archiv der Veterinärwissenschaften in Petersburg fürs Jahr 1908).

5. Uneingekapselte sensible Nervenapparate.

Unter den uneingekapselten sensiblen Nervenapparaten, welche in der Dicke des Visceralblattes des Pericardiums liegen, kann man

folgende fünf Typen unterscheiden: A. baumartige Endapparate, B. uneingekapselte Nervenknäuelchen, C. Nervenknäuelchen mit Grundplatte, D. maschenartige Endapparate, E. plattenartige Endapparate.

ad A. Baumartige Endapparate wurden zuerst von A. SMIRNOW (55) im Herzen gefunden. Er beschrieb dieselben im Endocard von Amphibien und Säugetieren (s. Kapitel über die Nerven des Endocardiums). Im Visceralblatt des Pericardiums beschrieb sie A. DOGIEL (12).

Nach A. DOGIEL (1898) lösen sich von den Stämmen des subpericardialen Geflechts einzelne Fasern ab, welche, sich teilend, unweit der Oberfläche des Pericardiums ihr Mark verlieren. Alle Fasern, die ihr Mark verloren haben und die marklosen zerfallen weiter sich verzweigend in eine große Anzahl von Seitenästchen und Fortsätze abgebenden Fädchen; in der Mehrzahl der Fälle liegen alle Ästchen und Fädchen solcher Endverzweigungen fast in einer Fläche. An den Enden der letzten Ästchen gibt es Verdickungen. Durch diese sprossenartigen Ausläufer bekommen die Endverzweigungen ein besonderes charakteristisches Aussehen, indem sie eigenartige Endplatten bilden, deren Figur von den umgebenden Gewebeelementen abhängt. Schon SMIRNOW (55) wies darauf hin, daß die von ihm gefundenen baumartigen Apparate in einer besonderen körnigen Masse liegen, welche er vorschlug »sensible Unterlage« zu nennen. Auch A. DOGIEL sagt, daß man auf besonders gelungenen Präparaten sehen kann, daß viele der Endverzweigungen in einem besonderen körnigen Stoff liegen, wobei die Zahl der Kerne von der Größe der Platte abhängt; SMIRNOW beschreibt genauer den Bau der Unterlage. Die Kerne gehören kleinen sternartigen Zellen an, deren Körper aus einer kleinen Quantität von Protoplasma besteht, welches Granula enthält und Ausläufer entsendet und welche er nur in vergleichsweise großen Apparaten fand. Diese Zellen hält A. DOGIEL für identisch mit den Zellen, welche die markhaltigen und marklosen Fasern begleiten und welche sich gewöhnlich fest an das Neurilemma legen. Auf ihre Existenz wies er schon in seinen früheren Arbeiten hin, genauer wurden sie von L. SALA (1893) mit Anwendung der Methode GOLGI untersucht und von ihm zu den sternartigen bindegewebigen Zellen gerechnet. Die Endverzweigungen liegen unter dem Pericardium in einigen Flächen (bis sechs) vom Myocardium bis zur untern Oberfläche der Endothelzellen. Mitunter berührt der Endapparat unmittelbar eine Fettzelle und umflechtet sie und die nächsten Fettzellen. Die Fädchen, aus denen der baumartige Endapparat besteht, sind sehr fein und bilden, sich teilend und verflechtend, ein festes, dichtes Netz,

wobei jedes Fädchen des Netzes kleine Varikositäten und kurze runde oder ovale Ausläufer besitzt. Alle Nervenfasern, die im Pericard mit sensiblen Apparaten enden, hält A. Dogiel für markhaltige, marklose aber sind entweder markhaltige, die schon ihr Mark verloren haben, oder Abzweigungen von solchen.

Es gibt auch zusammengesetzte Nervenendapparate, die eine Vereinigung der einzelnen Nervenendapparate vorstellen, welche entweder einfach durch ihre Verzweigungen miteinander verbunden sind oder so, daß der sie verbindende Faden vom ersten Apparat seinen Ursprung nimmt und den zweiten bildet. A. Dogiel unterscheidet ähnlich wie A. Smirnow (s. unten), zwei verschiedene Gattungen von baumartigen Endapparaten.

Erstens eine Art, welche von dicken markhaltigen Fasern gebildet ist; in den Endapparaten dieser Art sind die Fäden recht dick und zeigen bedeutende variköse Verdickungen auf; in den Apparaten liegen sternartige Zellen; die Fäden selbst verlieren ihr Mark fast an ihrer Übergangsstelle in den Endapparat. Die andre Art entsteht aus feinen markhaltigen und marklosen Fasern, wobei die, die Endapparate dieser Art herstellenden, Fäden fein sind und geringe Varikositäten haben; sternartige Zellen kommen nur in großen Apparaten vor und das Mark verliert sich weit vor dem Apparat.

Ich muß darauf hinweisen, daß so eine Sonderung der baumartigen Endapparate im höchsten Grade schematisch ist und nicht den wirklich beobachteten Tatsachen entspricht. In der Wirklichkeit kombinieren sich all die Kennzeichen, auf welche Dogiel als auf unterscheidende für jede der beiden von ihm bezeichneten Arten dieses Typus der Endapparate hinweist, so verschiedenartig untereinander, daß sein Schema völlig unanwendbar ist. Mir gelang es auch mitunter zu beobachten, daß die baumartigen Endapparate an solchen Stellen lagerten, in denen eine Anhäufung kleiner bindegewebiger Zellen sich befand, welche Anhäufungen aus unbekannten Gründen entstanden sind und, nach meiner Ansicht, von Smirnow und Dogiel für besondere, speziell für die baumartigen Endapparate bestimmte Gebilde — »sensible Unterlage« — gehalten wurden. Bevor wir mit den baumartigen Apparaten enden, möchte ich noch darauf hinweisen, daß ich Endapparate dieses Typus in der Scheide umfangreicher Nervenstämmchen des Grundherzgeflechts gesehen habe (siehe Fig. 21). Es ist wahrscheinlich, daß diese Endapparate die Endigungen der Nervenfasern sind, die in die Herzwand im Bestande des Nervi vagi oder depressoris kommen, [Smirnow meint, des N. depressoris (55)],

aber interessant ist, daß ich diese Apparate mit Methylenblau im Herzen des Hundes, an welchem der doppelseitige Durchschnitt des Halsstammes N. vagi, sympathici und depressoris gemacht wurde, färben konnte, wobei zwischen dieser Operation und dem Todesmoment schon zweimal 24 Stunden vergangen waren (s. Kapitel über die Nerven des Myocardiums). Augenscheinlich ist der Degenerationsprozeß während dieser zweimal 24 Stunden noch nicht bis zu den Endapparaten gedrungen.

ad B. Ich werde mich bei der Beschreibung der uneingekapselten Nervenknäuelchen nicht aufhalten, da diese Apparate des Epicardiums völlig ähnlich und analog denjenigen uneingekapselten Nervenknäuelchen erscheinen, die von mir jetzt im Herzbeutel gefunden und schon oben beschrieben wurden (s. Kapitel über die Nerven des Herzbeutels).

ad C. Ich werde mich auch bei der Beschreibung der Nervenknäuelchen mit Grundplatte nicht aufhalten, da die uneingekapselten Apparate dieses Typus ganz so gebaut sind, wie der erste Teil desselben Namens der eingekapselten Nervenendapparate, und diese letzteren sind schon oben beschrieben worden. Hier muß nur darauf hingewiesen werden, daß es einige Verschiedenheiten zwischen diesen und jenen gibt. Diese Verschiedenheiten betreffen den weiteren Gang derjenigen Nervenfädchen, die sich von der Grundplatte abzweigen. Im Falle der eingekapselten Nervenknäuelchen mit Grundplatte bildeten diese Fädchen immer nur ein Nervenknäuelchen. In diesem Falle aber bilden sie von der Grundplatte fortgehend bald ein, bald zwei und bald sogar auch drei Knäuelchen, von denen im Verlauf mitunter eine verschiedene Zahl von verbindenden und bildenden Fädchen sich abzweigen, die sich durch nichts von den oben beschriebenen unterscheiden.

Die Lage dieser Grundplatten zu den Knäuelchen, an deren Bildung die aus der Platte gehenden Fädchen Anteil nahmen oder die sie gänzlich bilden zeigt eine große Mannigfaltigkeit. Ich werde mich nicht lange bei dieser Frage aufhalten, weise nur darauf hin, daß die Grundplatte, in den Fällen, wo sie mit den Fäden eines Knäuelchens vereinigt erscheint, bald inmitten, bald auf seiner Peripherie liegt, oder sogar in einiger Entfernung von letzterer; wenn sie aber mit zwei Knäuelchen verbunden ist, dann liegt sie zwischen ihnen, wenn mit drei (mehr als drei sah ich nicht), am häufigsten auch zwischen denselben.

ad D. Die maschenartigen Endapparate, welche von mir jetzt im Gewebe des Visceralblatts des Pericardiums gefunden wurden, erscheinen nach dem allgemeinen Aussehen den »papillären Pinseln« — »Flocchetti papillare« Ruffinis — ähnlich, welcher sie so nannte, als er dieselben in den letzten Jahren des vorigen Jahrhunderts in der Menschenhaut fand (144). Die maschenartigen Apparate bilden sich von den Verzweigungen der Achsencylinder der markhaltigen Nervenfasern, die gewöhnlich lange vor dem Übergang in den Endapparat ihre Myelinscheide verlieren. Auf diese Weise kommen zum Apparat selbst nur marklose Nervenfasern zu (s. Fig. 29), die sich teilen und in Bündeln sammeln. Im Bestande solcher Bündel bilden die angeführten Nervenfädchen mitunter Netzchen und Geflechte, die Bündel selbst aber anastomosieren miteinander und verflechten sich; dadurch entstehen einige zusammen, in einen maschenartigen Endapparat verbundene Maschen. Diese Apparate lagern gewöhnlich zwischen den Bündeln der bindegewebigen Fibrillen und liegen in verschiedenen Flächen, zuweilen mit einem sehr komplizierten Äußeren. Ich fand aber auch in der Adventitia der großen Coronargefäße des Herzens liegende maschenartige Endapparate, worüber einige ausführlichere Angaben im Kapitel über die Innervation der Blutgefäße der Herzwand gegeben sein werden (s. unten).

ad E. Bei der Beschreibung der sensiblen Nervenendapparate in Form von Platten und Keulen, die in der Dicke des Visceralblatts des Pericardiums liegen, muß ich zu allererst bemerken, daß ich nie sah, daß die so endenden Nervenfasern den Charakter von markhaltigen Fasern hätten, sondern im Gegensatz als marklose erschienen, bald mit varikösen Verdickungen, bald mit einem glatteren Äußeren. Diese marklosen Nervenfasern enden, soweit man sie verfolgen kann, bald, ohne sich zu teilen mit einem einzelnen einfachen oder komplizierten Apparate, bald, Seitenverzweigungen abgebend und sich di- und trichotomatisch teilend, mit einer mitunter großen Anzahl solcher Endapparate (bis 20 und mehr). Die mit diesen plattenartigen Apparaten endenden Fasern gehören weder zum Bestande des Vagus, noch des sympathischen Halsnervs, noch des Depressors, da es mir gelang, diese Apparate (s. Fig. 17 und 38) mit Methylenblau im Herzen des Hundes zu färben, dem zweiseitige Durchschneidung dieser Nervenstämme am Halse gemacht wurde und in dessen Herzen all diejenigen Endapparate, mit welchen die zum Herzen im Bestande dieser Nervenstämme kommenden Fasern in der Herzwand enden, schon entartet waren. Wie eben erwähnt wurde,

gibt es von diesen Endapparaten zwei Arten: einfache und zusammengesetzte, wobei ich zusammengesetzte diejenigen von ihnen nenne, wo einige Platten oder Keulen ein Ganzes, einen Apparat bilden. Das findet statt, wenn unmittelbar die Keulen oder Platten selbst und nicht die sie tragenden Ästchen miteinander verbunden sind. Dadurch, daß die mit ähnlichen Apparaten endende marklose Nervenfaser mitunter wiederholt und oft sich teilt, und auch dadurch, daß die von solchen Teilungen entstandenen Ästchen zuweilen sehr bedeutende Dimensionen haben, kann der von diesen Endverzweigungen einer Faser erfüllte Raum eine große Ausdehnung annehmen.

Die Form dieser Apparate ist die mannigfaltigste. Am häufigsten erscheinen sie in Form von Keulen, stark gewölbt oder auch in Form von Endplatten. Was die Form dieser letzteren anbetrifft, so muß man in dieser Beziehung sagen, daß dieselbe mehr oder weniger oval oder rund ist, obgleich auch solche vorkommen, deren Umrisse in allen möglichen Kombinationen, wie der geraden, so auch der gebrochenen und krummen Linien erscheinen. Solche plattenartige Apparate lagern entweder mit allen ihren Teilen ungefähr in einer und derselben Fläche, oder, im Gegenteil, einzelne Teile dieser Platten liegen in verschiedenen, horizontalen verticalen Flächen, infolgedessen ihre Form noch komplizierter wird.

Wenn wir uns jetzt zur Lösung der Frage wenden, in oder an welchen Gewebegebilden der Herzwand derartige Endapparate vorkommen, so kann ich auf diese Frage antworten, daß auf meinen Flächenpräparaten des Herzens sie an dem Verlaufe der Nervenstämmchen, größeren oder kleineren Umfanges, zu finden sind, was am häufigsten vorkommt, doch auch in bedeutenderer Entfernung von diesen. Allein, mitunter kam es mir vor, ähnliche Apparate an dem Verlaufe der Blutgefäße gelagert zu sehen, die die Herzwand ernähren, (s. Fig. 20), obgleich das nur recht selten beobachtet wird. Ich setze voraus, daß die beschriebenen keulen- und plattenartigen Endungen mit den gleichen Endungen der Dendriten der Nervenzellen des dritten Typus gleich sind, und folglich auch Endungen nur solcher von ihnen sind, welche große Dimensionen haben und sich, in ein Nervenstämmchen tretend, aus dem Gesichtskreis des Beobachters verlieren, wobei diese Voraussetzungen auf folgenden Tatsachen beruhen: ich habe eine große Anzahl von Präparaten, auf Grund derer mir bestätigt zu sein scheint, daß alle Dendriten der Zellen des dritten Typus mit Keulen und Platten enden; außerdem habe ich auch solche Präpa-

rate, auf denen es deutlich zu sehen ist, daß ein Teil der Zellendendriten mit ähnlichen Apparaten endet, während der andre Teil in ein Nervenstämmchen tritt und dann aus den Augen verschwindet; aber es existieren noch Präparate, auf denen es zu sehen gelingt, wie dieser oder jener Dendrit in ein Nervenstämmchen gemischten Charakters tritt und, eine größere oder kleinere Strecke durchlaufend, in demselben mit einer Keule oder Platte endet.

So ist der Reichtum des Visceralblattes des Pericardiums an sensiblen Nervenapparaten. Wir sehen folglich, daß in dieser Schicht der Herzwand zahlreiche sensible Nervenendapparate verlegt sind, welche einen verschiedenen Bau, und darum auch wahrscheinlich verschiedene Funktionen haben. In Mollards (74) Monographie ist dieser Teil der Frage über die Nerven des Herzens nicht genügend klar und deutlich dargelegt und dazu kommen dort noch falsche Angaben vor.

Ehe ich die Beschreibung der Nerven des Epicardiums beendige, möchte ich noch darauf hinweisen, daß in dieser Schicht der Herzwand ebensolche Nervenendnetze vorhanden sind, welche unten im Kapitel über die Nerven des Endocardiums beschrieben sein werden. Hier gebe ich nur an, daß diese Netze mit Methylenblau an vagotomierten Hunden gefärbt werden, und darum dieselben nicht von den Fasern N. vagi, sympathici oder depressoris gebildet werden (Fig. 38).

V. Die Nerven des Myocardiums.

Die Innervation des Myocards wird von Fasern vollzogen, welche teils von außen in die Herzwand dringen, teils lokalen Ursprunges sind, indem sie von den Ganglienzellen des Herzens ausgehen, die, wie bekannt, hauptsächlich in der Grenzschicht zwischen dem Myocard und dem visceralen Blatte des Pericards liegen. Alle diese Nervenfasern, die in der Mehrzahl der Fälle marklos sind, bilden bald umfangreichere, bald schwächere Nervenstämmchen, die sich in letzter Instanz von dem nervösen Grundgeflecht des Herzens, das ich früher beschrieben habe, abzweigen (56). Außer diesen, speziell für die Innervation des Myocards bestimmte Fasern enthaltenden Nervenstämmchen, dringen von der Seite des visceralen Pericardblattes noch andre, recht umfangreiche, aus einer großen Anzahl markhaltiger und markloser Fasern bestehende Nervenstämmchen in die Tiefe des Herzmuskels. Diese letzteren ziehen durch die ganze Dicke des Herzmuskels, ohne sich in ihm zu verzweigen, hindurch und begeben sich weiter zum Endocard, dessen Innervation sie auch übernehmen. Es ist selbstverständlich, daß eine so strenge Verteilung der das Myocard oder Endocard innervierenden

Nervenfasern in verschiedene Nervenstämmchen in Wirklichkeit nicht existiert und daß ein Teil der Fasern eines Nervenbündels im Myocard endet, während ein andrer seinen Weg fortsetzt und erst im Endocard aufhört; immerhin gibt das angeführte Schema im allgemeinen das, was man an Präparaten in der Mehrzahl der Fälle beobachten kann, richtig wieder, es gibt den allgemeinen Eindruck von diesen Präparaten wieder.

1. Die Nervengeflechte des Myocards.

Hinsichtlich der Frage über die Topographie der Nervengeflechte des Myocards von Säugetieren kann man sagen, daß diese Frage eine vollkommen wissenschaftliche Bearbeitung erst im Jahre 1876 erhielt, und zwar dadurch, daß in diesem Jahre die Untersuchungen LEO GERLACHS (20) über die Innervation des Froschherzens veröffentlicht wurden, Untersuchungen, in denen zum ersten Mal ganz bestimmte Bezeichnungen für diese oder jene Nervengebilde des Herzens vorgeschlagen wurden, die von den nachfolgenden Autoren auch auf die entsprechenden Nervengebilde des Säugetierherzens angewandt wurden.

Was die etwas älteren Arbeiten über diese Frage anbetrifft, so klären sie überhaupt über die Topographie der Nerven des Myocards nicht auf, indem sie nur auf deren Anwesenheit hinweisen, oder, wenn sie es tun, so tun sie es in einer sehr kurzen und sehr ungenügenden Weise.

So beschrieb z. B. SCHWEIGGER-SEIDEL (53) feine Nervenfäserchen im Herzmuskel des Hundes, welche parallel den Muskelbündeln verlaufend, diese letzteren netzartig umflochten. Mit den Angaben SCHWEIGGER-SEIDELS stimmt vollkommen auch LANGERHANS (34) überein. LEO GERLACH (20), unterscheidet beim Studium der Topographie der intracardialen Herznerven beim Frosche drei hintereinander folgende Nervennetze. Das erste unter ihnen — »der Grundplexus« — besteht aus dicken und feinen Nervenstämmchen, enthält Ganglienzellen und wird durch untereinander anastomosierende Herzästchen der Nervi vagi gebildet. Aus diesem Grundplexus treten feine Nervenstämmchen heraus, die ein Netz bildend, die einzelnen Muskelbündel umflechten — »perimusculäres Netz«. Von den Nervenfasern dieses Netzes zweigen sich ihrerseits einzelne Fäserchen ab, die, ins Innere eines Muskelbündels eindringend, die einzelnen Muskelzellen umflechten und hier wiederum ein noch feineres, zarteres Netz bilden, welches GERLACH »intramusculäres Netz« benannte.

Im folgenden Jahre wurde die von GERLACH für den Frosch festgesetzte Terminologie auch auf die intracardialen Geflechte der Säuge-

tiere angewandt. Und zwar fand Fischer (17) an mit Gold behandelten Präparaten in der Herzmuskulatur des Hundes ein perimusculäres Netz mit sehr langen Maschen. Dieses Netz wurde durch zwischen den Muskelbündeln, parallel deren Längsachse verlaufende Fasern gebildet, welche untereinander in Verbindung standen und durch Teilung aus dickeren Nervenfäden entstanden waren. Die Existenz eines intramuskulären Netzes stellte er in Abrede. Indem er dieses tat, setzte Fischer sogar voraus, daß das von ihm bei Säugetieren beschriebene intramuskuläre Netz möglicherweise schon ein Endapparat sei und meinte, daß, wenn in der Tat die Bedeutung dieses Netzes als Endapparat sich bestätigen würde, so würde eine große Analogie zwischen den Nervenendigungen in der Herzmuskulatur und den Angaben Löwits über die Nervenendigungen in dem glatten Muskelgewebe zutage treten. Ramon y Cajal (42) sagt, daß die marklosen Nervenfasern bei Säugetieren pericelluläre Geflechte bilden, die er mit solchen der glatten Muskulatur vergleicht. Van Gehuchten fand im Myocard ein gut entwickeltes Nervengeflecht. Retzius (46) beschrieb im Herzen der Maus Nerven, die als feine marklose Fasern längs der Muskelbündel verliefen. Sie umspinnen, ein Geflecht bildend, diese letzteren und teilen sich mitunter dichotomisch.

Berkley (5) fand beim Studium des Herzens der weißen Maus und Ratte mit Hilfe der Methode von Golgi und Picro-Osmium bichromicum an allen Präparaten, hauptsächlich in den Ventrikeln der Maus, ein feines Netz zwischen den Muskelbündeln, das von Retzius beschrieben worden war. Dieses Netz verbreitet sich über die ganze Dicke des Herzmuskels und ist sowohl an Quer- als an Längsschnitten ausgezeichnet zu sehen. Es verläuft vom Ostium atrio-ventriculare bis zur Spitze. Die dasselbe zusammensetzenden Hauptbündel verlaufen gewöhnlich in der Richtung der Längsachse der Muskelbündel.

Heymans und Demoor (10) stellten an sowohl quer- als auch längsverlaufenden und ebenfalls nach Golgi bearbeiteten Schnittserien vom Herzen der Maus gleichfalls die Anwesenheit von die Muskelbündel umflechtenden Nervenstämmchen fest. Von diesen Stämmchen zweigen sich Nervenfasern ab, die ins Innere des Bündels dringend, in der Bindegewebslage zwischen den contractilen Elementen, ein Endnetz bildend, verlaufen.

Jacques (25) beschäftigte sich viel mit der Frage über Innervation des Herzens und äußerte sich über die Nervengeflechte des Myocards in einigen seiner Arbeiten. Er bearbeitete die Präparate nach den Methoden von Ehrlich und Golgi und fand, daß die Verteilung der

Nerven im Myocard der Vorhöfe und der Ventrikel fast die gleiche ist. Im Myocard der Ventrikel sind nach P. JACQUES zwei, fast unabhängige Systeme vorhanden: das erste — äußere, durch konzentrisch verlaufende Zweige gebildete, die der Richtung der verbindenden Muskelbündel folgen und von subpericardialem Geflecht entspringen; das andre — innere System, dessen Hauptzweige nach unten parallel der Ventrikelachse ziehen und direkt vom perivascularen Geflecht der Atrioventricularklappen entspringen. Einzelne Fasern dieses Geflechtes verteilen sich in den Bindegewebslagen zwischen den jedem Ventrikelapparat gehörenden Muskelbündeln, umgeben sie und bilden so ein äußerst entwickeltes Geflecht. V. SCHMIDT (60), der die Innervation des Herzens vom Hund, Kaninchen, Maus und andern Säugetieren mit Hilfe der GOLGI-Methode studierte, stellte die drei Hauptgeflechte GERLACHS fest, wobei alle Myocardnerven nach SCHMIDT ein gemeinsames bis zur Spitze verlaufendes Geflecht bilden. Allein, aus diesem Netze treten Endäste heraus, die untereinander selten anastomosieren, und folglich kann nicht von einem Nervenendnetze gesprochen werden.

Gleichzeitig mit SCHMIDT, doch unabhängig von ihm, äußerte sich auch HUBER (61) hinsichtlich der Frage über die Nerven des Myocards. Dieser Autor studierte die erwähnte Frage am Katzenherzen, das er mit Methylenblau färbte mit nachfolgender Färbung von Alaunkarmin. In der Herzohrenwand fand er kleine Ganglien, von denen Bündel markhaltiger Fasern zu dem im Myocard liegenden Geflecht verlaufen. Von diesem Geflechte zweigen sich nach HUBER einzelne Nervenfäserchen, oder Bündel von 2—3—4 Fasern ab, welche weiter zwischen die Herzmuskelzellen dringen und an diesen Zellen endende Seitenästchen abgeben. A. DOGIEL (12), der sich nicht speziell mit der Frage über die Nerven des Myocards beschäftigte, gibt dennoch an, daß er gelegentlich sah, wie verschiedene Nervenästchen zwischen die Muskelbündel des Herzens drangen und um sie herum Geflechte bildeten. Die Beschreibung, die RENAUT (95) von den Nerven des Myocards gab, nähert sich den Angaben SCHMIDTS für Säugetiere und den Angaben GERLACHS für den Frosch. RENAUT konnte stets den Grundplexus (»le plexus fondamental«) feststellen, von dem sich Nervenfasern abzweigten, welche zwischen die Muskelbündel drangen, sich dort teilten und dort ein Netz — »le réseau préterminal« — des Autors bildeten, das analog ist dem perimuskulären Geflecht GERLACHS. Allein RENAUT sah nie ein deutliches intramuskuläres GERLACHsches Geflecht, und in dieser Beziehung unterscheidet sich seine Beschreibung von den Angaben GERLACHS und SCHMIDTS.

A. Smirnow (55) erhielt ebenfalls an Herzpräparaten vieler Säugetiere (Katze, Hund, Kaninchen u. a.), die nach verschiedenen Methoden (nach Ehrlich, Golgi, mit Chlorgold) behandelt worden waren, sehr deutliche Bilder des Grundplexus, des peri- und intramuskulären Gerlachschen Netzes. Allein die peri- und intramuskulären Netze erscheinen bei genauerer Untersuchung und stärkerer Vergrößerung nach Smirnow an nach Ehrlich gefärbten Präparaten als Geflechte. Die Nervenfasern des intramuskulären Geflechtes verlaufen innerhalb des Muskelbündels zwischen dessen einzelnen Zellen; sie liegen an den Rändern und der Oberfläche der Muskelzellen und zwar oft so, daß sie einen Zwischenraum bilden, der mehr oder minder demjenigen gleicht, welcher bei Imprägnation des Herzens mit Silber entsteht; mit andern Worten, die Nervenfasern des intramuskulären Geflechtes verlaufen oft an den Rändern der einzelnen Muskelelemente, wobei die zwischen diesen Elementen liegende Kittsubstanz, sich mit Methylenblau[1] nicht färbt, während die gefärbten Nervenfasern bis zu den Stämmchen des perimuskulären und sogar des Grundplexus verfolgt werden können. Endlich gab Ebner (96) ebenfalls in den letzten Jahren an, daß man im Säugetierherzen stets das von dickeren Nervenfasern gebildete Grundgeflecht, das von feineren marklosen Fasern gebildete perimuskuläre Gerlachsche Geflecht und das von varikösen Endfäserchen gebildete intramuskuläre Gerlachsche Geflecht sehen kann. Wir sehen also, daß die Mehrzahl der Autoren, mehr oder minder minder vollständige Bilder der Nervengeflechte des Myocards von Säugern erhielten, und zur Bestätigung der ursprünglichen Angaben Gerlachs über die analoge Frage gelangen, wenngleich dieser Autor seine drei Nervengeflechte nur für das Froschherz feststellte.

Ich wies schon oben darauf hin, daß an meinen, nach meiner Modifikation der Ehrlichschen Methode mit Methylenblau bearbeiteten Präparaten von den Herzen verschiedener Säugetiere zu sehen ist, daß die Fasern, die später die Innervation des Myocards vollziehen, in die Dicke des letzteren von seiten des visceralen Pericardialblattes treten. Diese Nervenfasern erweisen sich in der Mehrzahl der Fälle als marklose und sammeln sich zu mehr oder weniger umfangreichen Bündeln. In den Bindegewebslagen zwischen diesen oder jenen Herzmuskelbündeln verlaufend, umflechten sie diese Muskelbündel und bilden so das perimuskuläre Nervengeflecht. Die Maschen dieses Geflechtes sind recht

[1] Wir wollen bemerken, daß uns eine solche Behauptung Smirnows unverständlich ist, weil man an unsern mit Methylenblau gefärbten Präparaten stets eine scharfe, prächtige Färbung der Kittsubstanz beobachten kann.

stark ausgezogen, wobei ihre Längsachse mit der Richtung der Muskelbündel zusammenfällt. Außerdem gehen von den Stämmen des perimuskulären Geflechtes einzelne marklose Nervenfasern ab, die zwischen die einzelnen Muskelbündel dringen. Sie verlaufen in der Mehrzahl der Fälle entlang der Längsachse dieser Zellen, teilen sich mitunter, durchflechten sich, verbinden sich manchmal untereinander und bilden so das intramuskuläre Nervengeflecht.

Diese Angaben habe ich schon in meiner ersten, die Frage über die Herznerven betreffenden Arbeit mitgeteilt, obgleich sie dann hauptsächlich sich auf die Nervengeflechte derjenigen oberflächlichen Schichten des Myocards bezogen, die gleich auf das viscerale Blatt des Pericards folgen. Gegenwärtig kann ich diese Angaben bestätigen und hinzufügen, daß sie auch in bezug auf die ganze Dicke des Myocards aller Herzabschnitte einer großen Anzahl von Säugetieren (Hund, Katze, Pferd, Kaninchen, Meerschweinchen, Maus) sich als richtig erweisen.

Ich will nicht länger bei der genaueren Beschreibung des Verlaufs und der Lage der genannten Nervengeflechte des Myocards verweilen, weil, meiner Ansicht nach, alle diese Details, die man anführen könnte, keine besondere Bedeutung haben, da ja die größte Bedeutung nur der allgemeine Bauplan besitzt, der eine mehr oder weniger einfache und leicht zu behaltende Form hat.

2. Die motorischen Nervenendigungen der früheren Autoren.

Als im Laufe der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts viele Autoren (Kölliker, Krause, Schweigger-Seidel, Langerhans, Fischer, Ranvier, Ramon y Cajal, Retzius, Berkley, Jacques, Heymans, Demoor, Coleman, Schmidt, Huber, Witt, Renaut, Smirnow) an ihren mikroskopischen Präparaten des Herzens und zwar des Myocards, Nervenendigungen zu finden begannen, so war ihr erster Gedanke, daß das motorische Nervenendigungen am Herzmuskel seien. Da die Methoden der Behandlung mikroskopischer Präparate noch nicht genügend ausgearbeitet und zu primitiv waren, gab es hinsichtlich der Form dieser Nervenendigungen, wie wir gleich sehen werden, bedeutende Meinungsverschiedenheiten. Allein nach dem Erscheinen der neuen Methoden der Färbung und Differenzierung des Nervensystems nach Ehrlich und Golgi, verschwanden diese Meinungsverschiedenheiten, da vieles von dem, was auf Grund der nach alten Methoden (Essig- und Osmiumsäure, Vergoldungsmethode), bearbeiteten Präparate behauptet worden war, als in Wirklichkeit nicht existierend anerkannt wurde, während alle späteren Autoren darin über-

einstimmten, daß die Nervenfasern in der Mehrzahl der Fälle an den Muskeln des Säugetierherzens mit besonderen Endapparaten in Form runder oder ovaler Knöpfchen enden.

Ebenso wie in der Frage über die Nervengeflechte des Myocards, so wurden auch in der Frage über Endigungen der Nerven in ihm die ersten genauen Angaben bei der Untersuchung des Froschherzens erhalten. Und zwar gab KÖLLIKER als erster an, daß es ihm gelungen sei freie Endigungen der Nervenfasern an Muskelzellen des Froschherzens zu beobachten, wobei diese Fasern denjenigen gleichen, die schon zu seiner Zeit für die quergestreiften Muskeln beschrieben worden waren. Wie bei der Darlegung der Frage über die Nervengeflechte des Myocards, so will ich auch jetzt nicht weiter diejenigen Arbeiten berühren, welche die uns interessierende Frage bloß mit Rücksicht auf das Froschherz behandelten; ich nehme als Gegenstand meiner Beschreibung ausschließlich das Säugetierherz. Alle diejenigen aber, die sich auch für die erwähnte Frage interessieren, erlaube ich mir auf eine andre meiner Arbeiten zu verweisen (»Das intracardiale Nervensystem des Frosches und die Methode von RAMON Y CAJAL.« Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XXV).

Bei der Untersuchung der Nerven im Säugetierherz gab KÖLLIKER (28), unter Bestätigung seiner ursprünglichen Angaben hinsichtlich des Froschherzens an, daß es ihm nicht gelungen sei, die gleichen Nervenendigungen auch im Herzmuskel des Menschen und der Säugetiere zu sehen.

Von der Existenz solcher Endigungen auch im Myocard des Säugetierherzens machte zuerst ein Jahr später KRAUSE (30) Mitteilung. Er wies darauf hin, daß beim Kaninchen doppelt kontourierte, d. h. markhaltige Nervenfasern an den Muskelelementen des Herzens mit motorischen Endplatten enden, auf ähnliche Weise, wie die motorischen Nerven an quergestreiften Muskelzellen. SCHWEIGGER-SEIDEL (53) sah solche Endigungen am Herzmuskel der Säugetiere nicht. Im Gegenteil, er konnte vollständig die ursprünglichen Angaben KÖLLIKERS hinsichtlich der Endigungen der Nerven im Myocard des Frosches auch auf das Säugetierherz übertragen, da er hier bloß Nervenfäserchen sah, die sich zwischen den Muskelzellen verzweigten und mit ihren freien Endigungen unmittelbar mit der contractilen Substanz der nach SCHWEIGGER-SEIDEL nicht mit einem Sarcolemm bedeckten Muskelzellen in Berührung standen.

Erst im Jahre 1873 gelang es LANGERHANS (34), wenn auch nicht besonders deutlich, diejenige Form von Nervenendigungen an den

Muskelelementen des Säugetiermyocards zu beobachten, die später mit Deutlichkeit von vielen andern Autoren beobachtet wurde und bis heute als eine Form der motorischen Nervenendigungen im Herzen betrachtet wird. Seine Beobachtungen bezogen sich auf die Herzen von Hund und Kaninchen, welche er unter dem Mikroskop entweder in frischem Zustande oder nach vorheriger Behandlung mit 0,1%iger Osmiumsäure betrachtete. Außerdem untersuchte er das Verhältnis der Nerven zum Herzmuskel auch noch an Zupfpräparaten. Nach diesem Autor zweigen sich von den Nervenfasern, welche die Muskelbündel des Herzens umflechten, feine Fäserchen ab, die zwischen die Muskelzellen dringen, hier sich mitunter teilen und sich, der contractilen Substanz eng anliegend, verlieren. Entlang dem Verlauf solcher Fasern konnte LANGERHANS mitunter Kerne sehen, was er auch auf Fig. 9 und 10 seiner Arbeit abbildete. Allein mitunter konnte er an Zupfpräparaten ein feines Fädchen oder Fäserchen beobachten, welches an der Herzmuskelzelle mit einer kleinen knopfförmigen Verdickung endete. Diese Endverdickung lag, nach LANGERHANS, öfter im Kerngebiet der Muskelzelle, an der Oberfläche der letzteren, wobei er meinte, daß diese Gebilde, möglicherweise Nervenendigungen sind und daß jede Herzmuskelzelle wahrscheinlich mit solch einem Apparat ausgestattet ist.

Die nachfolgenden Autoren, die ebenfalls nach den alten Methoden arbeiteten, konnten diese Angaben LANGERHANS' nicht bestätigen. FISCHER (17) unter ihnen, der, wie wir schon wissen, die Innervation des Herzens auch beim Hunde untersucht hatte, hielt es sogar für möglich, daß es zwischen den Herzmuskelzellen überhaupt keine Nervenfäserchen gebe und daß die Bedeutung eines Endapparates im Myocard der Säugetiere dem perimuskulären Geflechte, welches die einzelnen Herzmuskelbündel umgibt, zukomme. RANVIER (43) äußerte eine ganz andere Ansicht über die Nervenendigungen im Myocard und konnte ebenfalls die Angaben LANGERHANS' nicht bestätigen. Er sah, daß Nervenfäserchen ins Innere der Muskelbündel dringen, wobei sie sich wiederholt teilen und zwar bald vor dem Eindringen, bald erst nachher, bald, endlich, gerade an der Stelle des Eindringens in solch ein Bündel. Nachdem sie in das Muskelbündel eingetreten ist, nimmt die Faser gewöhnlich eine der Längsachse dieses Bündels parallele Richtung an und dringt alsbald ins Innere dieser oder jener Muskelzelle. Im Innern der Muskelzellen verlaufen die Nervenfasern, nach RANVIER, in der Nachbarschaft der Kerne dieser Zellen, ohne aber je in dieselben einzudringen. Diese Fasern durchziehen die Zellen und die letzteren erscheinen deshalb gewissermaßen rosenkranzartig auf die Nerven-

fasern aufgesteckt. An denjenigen Stellen, an welchen die Muskelzellen sich verzweigen und untereinander anastomosieren, verzweigen sich und anastomosieren untereinander auch die Nervenfasern. Auf diese Weise bilden die Nervenfasern ein innerhalb der Herzmuskelzellen gelegenes Netz, welches seiner Form nach dem Netze dieser letzteren gleich ist. Allein RANVIER meinte, daß ein solches Netz noch nicht die Bedeutung eines Endapparates habe, daß sich aber von ihm wahrscheinlich kleine Ästchen abzweigen, welche frei enden, wie das in den elektrischen Organen des Rochen (Torpedo) und auch in den motorischen Endplatten der quergestreiften Muskeln der Fall ist. Er gab jedoch an, daß alle seine Bemühungen in Wirklichkeit die Existenz solcher Endigungen nachzuweisen, vergebens waren. RANVIER war der Meinung, daß jede Herzmuskelzelle eine besondere histologische und physiologische Individualität darstelle und deshalb wahrscheinlich mit ihrem eignen, speziellen motorischen Endapparat ausgestattet sein müsse.

Erst bei Anwendung der damals noch neuen GOLGI-Methode zur Untersuchung der Herznerven konnte RAMON Y CAJAL (42) im Myocard Nervenendigungen finden, auf die schon 20 Jahre früher LANGERHANS hingewiesen hatte. RAMON Y CAJAL fand, daß die marklosen Nervenfasern im Myocard ein pericelluläres Geflecht bilden, das mit dem gleichen Geflecht der glatten Muskulatur verglichen werden kann. Die letzten Verzweigungen dieser Fasern erscheinen nach RAMON Y CAJAL sehr varikös und enden mit kleinen Verbreitungen, die der quergestreiften Muskelsubstanz der Herzzellen anliegen. Er gab an, daß im Herzen der Säugetiere keine Endplatten vorkommen. Diese Angaben RAMON Y CAJALS wurden schon im nächsten Jahre von RETZIUS (46) bestätigt. Er arbeitete ebenfalls mit der Methode von GOLGI, mit welcher er die motorischen Herznerven der Maus untersuchte. Er sah, wie feine marklose Fäserchen längs den Muskelbündeln verliefen, diese letzteren umflechtend und sich bald hier, bald dort dichotomisch teilend. Teils diese Endfäserchen, teils ihre Seitenästchen dringen nach RETZIUS zwischen die Muskelzellen und enden mit varikös-knotigen feinen Fädchen an den Muskelzellen. RETZIUS meint, daß es schwerlich möglich ist, daß alle Muskelzellen ihre eigenen speziellen Endigungen besitzen, und außerdem behauptet er, daß ebenso wie es im Säugetierherzen keine Endplatten gibt, so gibt es auch kein Eindringen der Nervenfasern ins Innere der Herzmuskelzellen.

BERKLEY (5), der die Innervation des Herzens der weißen Maus und Ratte mit Hilfe der GOLGIschen Methode studierte, stellte,

wie die beiden vorhergehenden Autoren das Vorkommen von Endplacques oder Endplatten im Herzen der Säugetiere in Abrede und gab ebenso wie Retzius an, daß die Nervenfasern nie ins Innere der Herzmuskelzellen dringen. Er sah, daß stets kurze feine Nervenendästchen mit einfachen Knöpfchen an der Sarcolemmoberfläche enden. Davon kann man sich, nach Berkley, überzeugen, wenn man Querschnitte durchs Myocard mit nach Golgi mit Silber imprägnierten Nerven durchmustert; in solchen Fällen kann man sehr gut sehen, daß die Endfasern stets zwischen den Muskelfasern liegen, bloß von außen das Sarcolemm berührend und nie unter dasselbe dringend. Außerdem beschrieb Berkley noch eine andre Art von Bildungen an den Herzmuskelzellen der von ihm untersuchten Säugetiere, wobei er diese Bildungen für nervöse hielt und meinte, daß sie sensible Nervenendigungen an den Muskelzellen des Säugetierherzens darstellen.

Weiter unten werde ich diesen Gegenstand genauer behandeln und zeigen, inwiefern die tatsächliche Beobachtung dieses Autors und diejenigen Gedanken und Voraussetzungen, die er in bezug auf dieselbe aussprach, richtig sind.

An Präparaten vom Herzmuskel verschiedener Säugetiere konnte Jacques (25) solche Formen von Nervenendigungen an Muskelzellen beobachten, wie sie von Ramon y Cajal und Retzius beschrieben worden waren. Er sah, daß mitunter von im Myocard liegenden Nervengeflechten sich Fäserchen abzweigten, die sich teilten und mit einer großen Zahl variköser Verdickungen besetzt waren. Die Endästchen dieser Nervenfäserchen, hatten ebenfalls rundliche Verdickungen, welche entweder unmittelbar entlang dem Verlauf dieser Ästchen selbst lagen, oder aber mittels feiner Füßchen oder Stengelchen mit ihnen in Verbindung standen. Alle diese Endapparate liegen den Herzmuskelzellen dicht an und stellen motorische Endapparate dar.

Heymans und Demoor (10) beobachteten nie Nervenfasern im Innern der Herzmuskelfasern der Maus, sondern sahen stets, daß Fasern, sowohl an Längs- als an Querschnitten bloß zwischen den contractilen Elementen, in den bindegewebigen Zwischenlagen liegen. Die Endfäserchen dringen ebenfalls nie ins Innere der Herzmuskelfasern, sondern liegen ihnen bloß dicht an der Oberfläche an. Diese Endfäserchen enden entweder unmittelbar mit Knöpfchen, oder aber teilen sich zuerst in drei bis fünf kurze Ästchen und schon diese letzteren enden mit kleinen Verdickungen (»les renflements«). Heymans und Demoor meinen, daß jedes Herzmuskelelement mit einer eignen Nervenfaser versehen ist.

Unter allen nachfolgenden Autoren war Coleman (97) der einzige, der die von Ranvier geäußerte Ansicht, daß die Nervenfasern ins Innere der Herzmuskelzellen dringen, unterstützte. Coleman untersuchte in dieser Richtung das Kaninchenherz, und teilte mit daß ein Teil der Nervenendfädchen ins Innere der Muskelzellen dringt, während ein andrer Teil kleine birnförmige Verdickungen bildet, die dicht den Muskelzellen anliegen.

V. Schmidt (60) beschrieb zwei Arten von Endigungen an den nach Golgi bearbeiteten Muskelzellen des Myocards von Hund, Kaninchen, Maus und Ratte. Einerseits sah er, wie feine, sich zwischen den Muskelzellen schlängelnde Nervenfäserchen mit kleinen runden oder ovalen Verdickungen endeten, während es ihm anderseits mitunter gelang mikroskopische Bilder zu beobachten, die er mit manchen embryonalen Stadien der Nervenentwicklung in quergestreiften Muskelfasern vergleicht. Und zwar beobachtete er, daß mitunter ein Nervenendfäserchen, nachdem es diese oder jene Muskelfaser erreicht hat, sich dichotomisch teilt und an der Muskelzelle mittels des so entstandenen Gäbelchens endet.

Allein keiner der nachfolgenden Autoren hat diese letzten Behauptungen Schmidts bestätigt, wie es auch Huber (94) nicht tat. Nach diesem Autor enden an den Herzmuskeln die Seitenästchen derjenigen Nervenfäserchen, die er zwischen den contractilen Elementen des Herzens beobachtete (s. oben). Diese Ästchen enden entweder direkt mit einer Verdickung oder aber, wie das schon Heymans und Demoor angaben, sie teilen sich zuerst und erst die durch diese Teilung entstandenen Fädchen enden mit kleinen Verdickungen. Huber weist darauf hin, daß überhaupt das Aussehen und die Form dieser Endigungen sehr verschieden sein kann. Er kann nicht entscheiden, ob eine jede Herzmuskelzelle ihre Nervenendigung besitzt, neigt aber zur Ansicht, daß es wahrscheinlich bei jeder der Fall ist. Die gleichen Angaben macht Huber auch in einer andern, zusammen mit Witt (94) ausgeführten Arbeit.

Renaut (95) beobachtete Endigungen an Herzmuskelzellen, die etwas an die gabelförmigen Endigungen Schmidts erinnern, obgleich sie sich immerhin von diesen unterscheiden. Er beobachtete, wie dieses oder jenes Nervenfäserchen sich an der Oberfläche der Muskelfläche der Muskelzelle in zwei Ästchen teilt, wobei diese letzteren entlang der Längsachse der Muskelzelle in zwei entgegengesetzten Richtungen weiterziehen. Nachdem sie eine größere oder kleinere Strecke

zurückgelegt haben, enden diese Ästchen entweder an derselben Muskelzelle oder an benachbarten mit typischen Endknöpfchen. Außer Endigungen von dieser Form beobachtete RENAUT auch noch verschiedene andre Formen, die schon früher von manchen andern Autoren beschrieben worden waren. Endlich sprach sich SMIRNOW (55) vor nicht langer Zeit mit Bestimmtheit dahin aus, daß jede Herzmuskelzelle ihre eigne, spezielle motorische Nervenendigung besitze. Er beobachtete, daß sich vom intramuskulären Nervengeflecht variköse Fädchen abzweigen, die dann an der Oberfläche einzelner Muskelzellen verlaufen, sich während ihres Verlaufes wiederholt teilen und endlich freie Telodendrien der verschiedensten Form, von verschiedenem Aussehen und Größe bilden.

Wir sehen also, daß schon eine bedeutende Zahl von Autoren, unter denen sehr angesehene Namen vertreten sind, Nervenendigungen in den Herzmuskelzellen beobachtet haben.

LANGERHANS (1873), RAMON Y CAJAL (1890), BERKLEY (1893), HEYMANS und DEMOOR (1893—1894), P. JACQUES (1894, 1895, 1896), SCHMIDT (1897) und andre haben variköse Endfäserchen beschrieben, die sich infolge von Teilung allmählich verdünnen und frei an den Muskelzellen des Säugetierherzens mit kleinen Verdickungen, runden, birnförmigen oder spindelförmigen Knöpfchen enden. Außer solchen knopfförmigen Verdickungen erkennt JACQUES (1894, 1895, 1896) an den Herzmuskelzellen noch die Existenz freier motorischer Endigungen in Form feiner, mit runden Varikositäten besetzter Endfäserchen an, d. h. solcher Endigungen, die schon früher von RETZIUS (1892) im Herzen der Maus beschrieben worden waren, und eine Art motorischer Endigungen, die, soweit mir bekannt zuerst von HEYMANS und DEMOOR (1893—1894) beschrieben worden sind, und zwar: eine feine variköse Endfaser gibt, sich teilend, mehreren Fäserchen den Ursprung, von denen jedes mit einer kleinen Verdickung endet. Eine gleiche Abart motorischer, freier Endigungen im Säugetierherzen hat auch A. SMIRNOW (1900) beschrieben und abgebildet.

Auch V. SCHMIDT (1897) hat außer Endigungen in Form kleiner, eng der Herzmuskelzelle anliegender Verbreiterungen, noch gabelförmige Endigungen beschrieben, wobei zwei Ästchen einer Endfaser an einer Muskelzelle enden. Er fügt hinzu, daß solche Endigungen einem frühen Stadium der Entwicklung der Endigungen an quergestreiften Körpermuskeln entsprechen.

C. ARNSTEIN (2) beschrieb am Kaninchenherzen eine enge Verbindung der Nervenzellfortsätze mit der Herzmuskulatur, sagt aber nichts

über die Art und Weise der Endigung. Wir wollen noch bemerken, daß von keinem die kategorische Behauptung W. Krauses (30) unterstützt wird, daß die doppelt konturierten Nervenfasern der Herzmuskulatur des Kaninchens mit motorischen Endplatten enden — eine Meinung, gegen die sich nicht minder entschieden Ramon y Cajal (1891). Retzius (1892), Berkley und P. Jacques (1896) äußerten.

Bei der Durchsicht meiner mit Methylenblau gefärbten Präparate vom Herzen der obengenannten Säugetiere begegnete ich oft Nervenbildungen, die mit den Beschreibungen der eben angeführten Autoren identisch waren. Ich traf oft kleine runde, knopfförmige Verdickungen der Nervenfäserchen an den Herzmuskelzellen an und konnte feststellen, daß mit solchen Knöpfchen sowohl Fasern, die sich von den Muskelgeflechten (peri- und intramusculären) abzweigen, als auch solche Fasern, die ins Myocard mit weiter zum Endocard ziehenden Fasern treten, enden. Die Endigungen von diesem Typus haben das verschiedenste Aussehen: 1) mitunter hat das feine Fäserchen nur am Ende ein Knöpfchen, welches dem Muskel anliegt; 2) mitunter ist solch ein Fäserchen entlang seines ganzen Verlaufes mit ähnlichen Verdickungen besetzt und sieht rosenkranzartig aus; 3) mitunter teilen sich solche variköse Fäserchen an der Oberfläche der Muskelzelle, und dann wird die Zahl der Knöpfchen, mit denen sie dieser anliegen, noch größer, wobei die durch solch eine Teilung entstandenen Ästchen sich an der Oberfläche der Muskelfaser, die letztere umflechtend schlängeln; 4) mitunter teilt sich ein feines Fäserchen zuerst direkt in einige Ästchen, und erst diese letzteren enden mit den Knöpfchen usw. Mitunter kann man beobachten, daß die aus der Teilung ein und derselben Faser hervorgegangenen Ästchen an verschiedenen Muskelzellen enden. Das darf gegenwärtig nicht befremden, da die Untersuchungen Heidenhains (99) vollkommen deutlich gezeigt haben, daß die Muskelelemente des Herzens keine histologischen Individualitäten darstellen, sondern daß der ganze Herzmuskel ein einziges Zellsyncytium darstellt. Infolgedessen kann gegenwärtig auch nicht die Frage aufkommen, ob jede einzelne Herzmuskelzelle ihre eigne Nervenendigung hat oder nicht, eine Frage, die, wie wir gesehen haben, von Langerhans, Ranvier, Heymans, Demoor, Jacques, Huber und Smirnow in positivem Sinne beantwortet wurde, und nur Retzius hielt es, worin er auch Recht hatte, kaum für möglich, diese Frage in positivem Sinne zu entscheiden. Es bleibt mir übrig, der Vollständigkeit halber, nur noch eine einzige letzte Bemerkung hinsichtlich dessen zu machen, daß weder die Nervenfasern, noch ihre Endigungen jemals ins Innere

der Herzmuskelzellen dringen, was RANVIER und COLEMAN angaben.

In meiner ersten, die Frage über die Innervation des Säugetierherzens betreffenden Arbeit, habe ich keine Beschreibung (Arbeiten, der Gesellschaft russischer Ärzte in Petersburg vom Jahre 1907) der Nervenendigungen an den Herzmuskelzellen gegeben und darauf hingewiesen, daß ich diese Frage fürs erste offen lasse. Ich mußte schon deshalb so handeln, weil ich mit der herrschenden und einzig vorhandenen Ansicht über die motorische Bedeutung der beschriebenen Nervenendigungen nicht übereinstimmte, gleichzeitig aber nicht die Möglichkeit hatte auf genügend breiter Basis meine Untersuchungen zur Klärung dieser Frage durchzuführen. Erst während des letzten Winters 1908—1909 konnte ich die geplanten experimentellen Untersuchungen verwirklichen, dank der musterhaften Ausstattung des Laboratoriums meines verehrten Lehrers, Herrn Geheimrates Prof. Dr. VON BECHTEREW und in erster Linie Dank seinen stets wertvollen und sicheren Ratschlägen und Hinweisen, für die ich ihm auch hier meine tiefe Dankbarkeit ausspreche.

3. Experimentelle Untersuchungen an vagotomierten Hunden.

Schon bei der systematischen Untersuchung der Leitungsbahnen im sympathischen Nervensystem erhielt ich Tatsachen, die mir als Ausgangspunkt für alle nachfolgenden Experimente dienten. Nach dem Plane dieser Untersuchungen mußte ich einem Hunde den cervicalen Stamm des Nerv. vagosympathicus rechterseits durchschneiden, was ich auch am 30. V. 1908 ausgeführt habe. Einem 10 kg schwerem Pudel wurde nach der Methodik, die genau in der entsprechenden Arbeit beschrieben ist (»Versuch einer systematischen Untersuchung der Leitungsbahnen des sympathischen Nervensystems.« Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. CXXVIII. S. 283 bis 397) die genannte Operation unter Chloroform-Morphiumnarkose ausgeführt. Dann wurde der Hund leben gelassen, damit der durch diese Operation hervorgerufene degenerative Prozeß sich entwickeln und seine natürlichen Grenzen erreichen könne. Am 28. VI. 1908 wurde dieser Hund durch Verblutung mittels einer in die Art. carot. communis sinistra eingeführten Kanüle getötet. Außer vielen Abschnitten des centralen und peripheren Nervensystems wurde auch das Herz der Bearbeitung nach MARCHI unterzogen. In der genannten Arbeit habe ich mich nach Beschreibung zahlreicher Degenerationen im centralen und peripheren Nervensystem sehr kurz über

die Ergebnisse der Untersuchung dieses Herzens ausgesprochen und zwar folgendes gesagt (s. S. 394): außer allen diesen Degenerationen (an andern eben erwähnten Stellen) haben wir in diesem Experiment klare Bilder des degenerativen Prozesses im Herzen erhalten. Hier sind degenerirte Fasern in großer Anzahl in den Nervenstämmchen gefunden worden, die zahlreiche, in andern Arbeiten von uns beschriebene Geflechte bilden (Intern. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XXV; Anatomischer Anzeiger. Bd. XXXII). Diese entarteten Fasern ziehen mitunter auch durch dieses oder jenes in der Herzwand liegende Ganglion. Außerdem erhielten wir ganz deutliche Bilder der Degeneration der Nervenendigungen im Herzmuskel, wovon wir genauer in einer speziellen Arbeit sprechen werden. Jetzt eben möchte ich etwas länger bei dieser Frage verweilen.

Zunächst war es natürlich notwendig, sich nicht auf eine einseitige Durchschneidung des Halssympathicus zu beschränken, sondern diese Durchschneidung beiderseits durchzuführen, damit alle zum Herzen ziehende Fasern dieses Systems unterbrochen werden. Nach der Operation mußte man das Tier für wenigstens 10—15 Tage am Leben erhalten, damit sich der degenerative Prozeß längs des ganzen Verlaufes der peripheren Enden der durchschnittenen Nerven verbreiten könne; wie bekannt, ist diese Aufgabe bei Tieren mit beiderseits durchschnittenen Vagi nicht besonders einfach. Verschiedene Autoren, die zu verschiedenen Zeiten über diese Frage gearbeitet haben, gaben verschiedene Todesursachen für vagotomierte Tiere an und schlugen verschiedene, bald mehr, bald weniger komplizierte Methoden zur Vermeidung dieses Ausganges der ausgeführten Operation vor. Legallois (100) gab an, daß der Tod der Tiere im gegebenen Falle durch die Lähmung der Kehlkopfmuskeln und Stimmbänder hervorgerufen werde. Allein Traube (101) führt an, daß auch Tiere, denen zuerst eine Tracheotomie gemacht worden war, ebenfalls der beiderseitigen Durchschneidung der Vagi erliegen. Dieser Autor meinte, daß der Tod der vagotomierten Tiere infolge Pneumonie, durch aspirierte Brech- und Speisemassen erfolge. Schiff hielt ebenfalls die Pneumonie für die Todesursache der vagotomierten Tiere, er meinte aber, daß diese Pneumonie nicht durch von außen in die Lungen hineingelangende Fremdkörper, sondern durch die Entwicklung einer neuroparalytischen Hyperämie hervorgerufen werde. Pawlow, Schumowa und Tscheschkow (102) endlich, die eine besondere Methode benutzten, welche die Möglichkeit, den Tod der vagotomierten Tiere so zu deuten, wie die erwähnten Autoren es taten, ausschloß, sprachen sich dahin aus, daß der

Tod der Tiere nach der genannten Operation infolge von Verdauungsstörungen eintrete. Diese Autoren benutzten folgende Methode: dem Hund, an dem später die beiden Vagi durchschnitten wurden, wurde zuerst die Speiseröhre durchtrennt und eine Magenfistel angelegt, durch die das Tier gefüttert wurde. HERZEN wies darauf hin, daß, wenn man dem Tier eine Magenfistel anlegt und dann beide Nerven so durchschneidet, daß die Durchschneidung zuerst an einem und erst nach Verlauf einiger Zeit am andern Vagus vorgenommen wird, daß dann das Tier lange Zeit am Leben bleibt. NIKOLAIDES (103) erreichte das gleiche mit Hilfe nur der ungleichzeitigen Durchschneidung der beiden Vagi, ohne irgendwelche vorhergehende Operation. OCANA (104) endlich gelang es einen Hund zu erhalten, dem ebenfalls ohne jede vorhergehende Operation nacheinander beide cervicalen Stämme der Nervi vagosympathici durchschnitten wurden und der ungeachtet dessen lange am Leben blieb und auf dem letzten Madrider Kongreß demonstriert wurde. Wir sehen also, daß sowohl die Frage über die Todesursache der vagotomierten Tiere als auch die Frage über die Methoden, das Tier nach der genannten Operation am Leben zu erhalten, noch bis jetzt offen steht, weil die Autoren, die sich bis jetzt damit beschäftigt haben, zu keinen allgemeinen Schlüssen gekommen sind. Ich glaube, daß die bei weitem zutreffendste Ansicht über die erste der genannten Fragen v. BECHTEREW in seiner umfangreichsten und fundamentalen Monographie »Die Grundlagen der Lehre von den Hirnfunktionen« oder »Die Funktionen des Gehirns« (105), ausgesprochen hat, in welcher er sagte: »die Todesursachen der vagotomierten Tiere müssen als verschiedene anerkannt werden, wobei der Ausgang der Operation sowohl durch die Operationsmethoden selbst, als auch durch diese oder jene individuellen, nicht näher aufgeklärten Bedingungen beeinflußt werden kann.«

Da ich nicht die Absicht hatte, mich mit der Klärung der obengenannten Fragen zu beschäftigen, mußte ich bloß solch eine Operationsmethode und solche Lebensbedingungen des Tieres nach der Operation wählen, die mir die Möglichkeit geben würden das Tier für 10—15 Tage am Leben zu erhalten, was für meine oben auseinander gesetzten Ziele genügend wäre. Die Methode der ungleichzeitigen Durchschneidung beider Nerven hielt ich nicht für brauchbar, da sie stets diejenige Frist in die Länge ziehen mußte, die abzuwarten war, bis der degenerative Prozeß sich entwickelt und das Herz erreicht hatte, und dieses konnte erfolglos sein, weil das Tier möglicherweise nicht genügend lange lebte. Infolgedessen durchschnitt ich bei allen Operationen

dem Hunde gleichzeitig beide cervicalen Stämme der Nervi vagosympathici. Anderseits hielt ich es für einfach und bequem keine vorhergehenden Operationen auszuführen und in Anbetracht dessen, daß ich für meine Zwecke das Tier nur für eine kurze Zeit am Leben erhalten mußte, versuchte ich bei meinen Hunden fast vollständiges Hungern, und gab nur eine geringe Menge Wasser (400—500 ccm des Abends) und Milch (100—200 ccm) des Morgens, was sie vollkommen gut tranken.

Von den während des Lebens nach der genannten Operation beobachteteten Erscheinungen nenne ich kurz die Erweiterung der Blutgefäße des Kopfes, die starke Verengerung der Pupillen, Erschlaffung der Nickhaut (Membrana nictitans), Verengerung der Lidspalte, Einfallen des Augapfels ins Innere der Augenhöhle, Vermehrung der Herzschläge bis auf 180—198 in der Minute, gewisse Erhöhung der Temperatur (von 38—39,7° C), Aphonie, geräuschvolle, seltene und vertiefte Atmung und typisches Erbrechen gleich nach dem Trinken.

Ich werde mich hier nicht in die Beschreibung der Operation vertiefen, da die Technik die gleiche war, wie sie genau in der oben genannten Arbeit über die Leitungsbahnen des sympathischen Nervensystems beschrieben ist (1).

19. XII. 1908. Pudel. Gewicht 1 Pud, 8 Pfund. Subcutane Injektion einer 3%igen Lösung Morphii hydrochlorici in der Menge von 6 ccm. Während der Operation sind 7 ccm Chloroform verbraucht worden. Die beiden Nn. vagosympathici sind gleich über dem Ganglion cervicale inferius durchschnitten worden. (Der Hund starb am 21. XII. 1908, gleich nachdem er zufällig, irrtümlicherweise vom Diener gefüttert worden war. Ich habe immerhin einen Auszug aus dem Protokoll dieses Experimentes angeführt, weil es mir gelang im Herzen dieses Hundes mit Methylenblau nicht nur Nerven, sondern sogar auch Nervenendapparate 2 Tage nach der Durchschneidung der Vagi zu färben, und diese Apparate sind eben Endigungen der Fasern dieses Stammes.)

20. XII. 1908. Hofhund. Gewicht 32 Pfund. Subcutane Injection einer 3%igen Lösung Morphii hydrochlorici in der Quantität von 4 ccm. Chloroform wurde in der Quantität von 6 ccm verbraucht. Die Nn. vagosymphatici wurden beiderseits gleich über dem Ganglion cervicale inferior durchschnitten. Die Operationswunde heilte per primam. Der Hund wird durch Entblutung am 1. I. 1909 getötet.

21. XII. 1908. Hofhund. Gewicht 35 Pfund. Subcutane Injektion einer Lösung Morphii hydrochlorici in der Quantität von

4,5 ccm. Chloroform wurde in der Quantität von 4 ccm verbraucht. Beiderseitige Durchschneidung der Nn. vagosympathici gleich über dem Ganglion cervicale inferius. Heilung per primam. Der Hund wurde durch Entblutung am 7. I. 1909 getötet.

28. XII. 1908. Hofhund. Gewicht 1 Pud, 4 Pfund. Subcutane Injektion von 5,5 ccm einer 3%igen Lösung Morphii hydrochlorici. Chloroform wurde in der Quantität von 5 ccm verbraucht. Beiderseitige Durchschneidung der Nn. vagosympathici über dem Ganglion cervicale inferius. Der Hund wurde durch Entblutung am 17. I. 1909 getötet.

Die centralen Stümpfe der durchschnittenen Nerven wurden bei den drei letzten Hunden weiter nach der Methode von Ramon y Cajal behandelt, die peripheren Stümpfe, sowie das Herz dieser Tiere wurde nach der Marchischen Methode bearbeitet.

Diese Experimente wurden zur Klärung der drei folgenden Fragen angestellt.

1) Untersuchung der degenerativen Veränderungen der Nerven des Myocards nach der Durchschneidung aller Vagusäste. (Auf solche Veränderungen wies schon mein angeführtes Experiment hin.)

2) Festzustellen, ob nicht Spuren des degenerativen Prozesses in den Herzganglien zu finden sind und zwar: ob nicht nach Durchschneidung der Vagi eine sekundäre Degeneration der manche Herzganglienzellen umgebenden pericellulären Geflechte eintritt.

3) Festzustellen ob nicht einer secundären Degeneration alle diejenigen Nervenendigungen im Herzmuskel unterliegen, welche alle früheren Autoren für motorische hielten.

Ich werde es versuchen in gedrängter Form auf alle diese drei Punkte zu antworten; zuerst bemerke ich aber, daß an den nach Ramon y Cajal bearbeiteten Präparaten in allen Fällen die gewöhnlichen vom Autor der Methode selbst und seiner Schule voll und genau beschriebenen Bilder der Regeneration der Nervenfasern nachgewiesen wurden, an den peripheren Abschnitten der durchschnittenen Nerven aber wurden ebenfalls in allen Fällen an nach Marchi bearbeiteten Präparaten bedeutende Mengen degenerierter Fasern nachgewiesen. Das beweist, daß die Durchschneidungen in der Tat richtig ausgeführt worden sind.

ad 1) Die größte Anzahl degenerierter Fasern konnte man in den Nervenstämmen des nervösen Grundplexus des Herzens konstatieren. In anscheinend geringerer Anzahl fanden sich solche Fasern auch in den im Herzmuskel selbst liegenden Nervenstämmchen. Einzelne degenerierte Fasern, endlich, konnte man zwischen den Herzmuskel-

fasern antreffen, wo sie, wie auch in den vorhergenannten Stellen entweder aus typischen ovalen Marchi-Schollen bestanden, oder aber die Spur einst hier vorhandener Nervenfasern wurde bloß durch eine Reihe greller, runder, kleiner, schwarzer Punkte angedeutet. Außerdem konnte man schon bei schwacher Vergrößerung auf dem hellen, gelben Hintergrunde des nach Marchi mit Osmiumsäure bearbeiteten Myocards hier und dort verstreut liegende schwarze Pünktchen (s. Fig. 39) sehen, die in allen unsern Fällen so charakteristisch waren, daß es selbst bei schwacher Vergrößerung unmöglich war, sie nicht zu bemerken. Und schon bei solcher Vergrößerung erschienen diese ihrer Lage nach den Muskelfasern angepaßten Pünktchen nicht homogen, sondern bestanden aus Häufchen feinster schwarzer Tröpfchen. Diese Häufchen erwiesen sich bei Untersuchung mittels starker Vergrößerung und besonders mittels des Immersionssystems (s. Fig. 40) als aus regelmäßigen runden, gelben, und schwarzen Pünktchen bestehend, die verschiedene Größe besaßen. Solche, nach der Marchi-Methode mit diesen Farben tingierten Häufchen, stellten folglich die Spuren des hier vorhanden gewesenen degenerativen Prozesses dar. Sie lagen nicht an den Herzmuskelfasern, wobei manches Mal (s. Fig. 40) solche schwarze Häufchen auf den Muskeln vollständig isoliert lagen, manches Mal aber zog sich von ihnen zwischen die Muskelfasern eine Reihe ebenfalls schwarzer, noch feinerer Pünktchen, welche die Spur einer hier einst vorhanden gewesenen, jetzt degenerierten Nervenfaser darstellten. Das allgemeine Bild dieser Degenerationen läßt meiner Ansicht nach keinen Zweifel daran aufkommen, daß wir es hier mit Degenerationen der nervösen Endapparate an den Herzmuskelzellen zu tun haben. Diese Apparate lassen manche Muskelfasern frei und sind über die ganze Dicke des Myocards und in allen Herzabschnitten (in beiden Ventrikeln, beiden Vorhöfen, beiden Herzohren und beiden Herzsepten) verstreut. Ich glaube, daß mit diesen Apparaten am Herzmuskel Fasern des Nervus vagus enden, obgleich meine gegenwärtigen Experimente das nicht mit Bestimmtheit entscheiden können, weil beim Hunde in dem Nervenstamm, den ich durchschnitten habe, außer dem Vagus auch noch der Nervus sympathicus zieht, wie das Schiff, Cl. Bernard, Cyon, Chauveau, Arloig, Kreidmann, Finkelstein, Herbet, Sagnet, Ellenberger, Baum, Langley, Joh. Dogiel, Sagradin, van den Brock, Michailow und viele andre dargelegt haben (s. meine Arbeit über die Leitungsbahnen des sympathischen Nervensystems); Kreidmann (106) und Finkelstein (107) aber haben außerdem noch gezeigt, daß trotz der Behauptungen

BERNHARDTS (108) in derselben Bindegewebsscheide mit den beiden genannten Nerven beim Hunde auch noch der Nervus depressor verläuft. Auf diese Frage muß genauer auf Grund analoger Experimente an solchen Tieren geantwortet werden, bei denen alle drei genannten Nerven isoliert voneinander verlaufen.

ad 2) Wir haben schon mehr als einmal gesehen, daß hinsichtlich vieler zur allgemeinen Lehre von dem Bau des intracardialen Nervensystems gehörender Fragen die ersten Angaben bei der Untersuchung des Herzens des Frosches — dieses Lieblingstieres der alten Autoren — erhalten wurden. In der Frage, zu deren Behandlung ich jetzt schreite, betreffen die bis jetzt vorhandenen literarischen Hinweise ausschließlich das Froschherz, weshalb ich bei ihnen auch nicht lange verweilen werde.

BIDDER (109) hat zuerst die Frage über die Endigung der Vagusfasern nicht unmittelbar an den Herzmuskelfasern, sondern an den in der Herzwand liegenden Nervenzellen aufgeworfen. Er durchschnitt beide Nervi vagi beim Frosche in der Halsgegend und konstatierte danach eine vollständige Degeneration der Herzäste der Nervi vagi. Er konstatierte auch, daß die Ganglienzellen des Herzens und ihre geraden Fortsätze (s. meine Arbeit: »Das intracardiale Nervensystem des Frosches und die Methode von RAMON Y CAJAL«. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XXV) dabei vom degenerativen Prozeß vollständig unberührt blieben, während die Spiralfortsätze und die diese Nervenzellen umspinnenden pericellulären Netzchen degeneriert waren.

Später wurde festgestellt, daß der »Spiralfortsatz« der alten Autoren kein Zellfortsatz, sondern eine an die Zelle herantretende Nervenfaser ist, die dann an ihrer Oberfläche mit einem pericellulären Netzchen endet. [Das wurde auf Grund von nach der EHRLICHschen Methode bearbeiteten Präparaten festgestellt: EHRLICH (75), ARONSON (3), LAWDOWSKY (90), ARNSTEIN (2), RETZIUS (46), FEIST (110), SMIRNOW (55), MICHAILOW (65). Infolgedessen ist uns jetzt die so sonderbare und früher unverständliche Degeneration der Spiralfaser nach Durchschneidung des Nervus vagus vollkommen verständlich.]

Aus dieser Beobachtungen zog BIDDER den Schluß, daß die Vagusfasern in den Herzganglien enden, wobei er notierte, daß in den Herznerven in der Richtung von der Herzbasis zur Spitze die Zahl der degenerierten Fasern sich immer vermindert und im Gegenteil die Zahl der nicht degenerierten Fasern sich vermehrt, so daß im Gebiet der atrioventriculären Ganglien (die BIDDERschen an der Atrioventri-

culargrenze liegenden Ganglien) degenerierte Fasern nicht mehr zu finden sind.

Ein viertel Jahrhundert später bestätigte NIKOLAEFF (112) diese Beobachtungen BIDDERS. Dieser Autor bearbeitete die Herzen von Fröschen, an denen vorher beiderseitige Durchschneidung der Vagi ausgeführt worden war, mit Osmiumsäure und konnte die Anwesenheit von Fetttröpfchen an Stelle der früheren pericellulären Netze und Spiralfasern feststellen.

Ferner wies HOFMANN (111) ebenfalls darauf hin, daß er in dieser Richtung Probeexperimente ausführte und in einem Falle beim Frosche, 20 Tage nach Durchschneidung beider Vagi ebenfalls Tröpfchen fand, die sich mit Osmiumsäure schwärzten und am Rande der Herzganglienzellen lagen. HOFMANN kam, wie auch BIDDER, zum Schluß, daß wenigstens ein Teil Vagusfasern, möglicherweise, nach vielen Verzweigungen im Herzen in Form von Endkörben an denjenigen unipolaren Zellen enden, die schon direkt die Herzmuskulatur innervieren (obgleich er das faktisch bis jetzt noch nicht bewiesen hat).

Bis jetzt wurden an Säugetieren solche experimentelle Untersuchungen nie vorgenommen und meine Experimente in dieser Richtung sind, soweit mir bekannt, die ersten. Allein viele Autoren [s. BECHTEREW (105), S. 392] haben per analogiam die für das Froschherz oben angeführten Angaben auf das Herz der Säugetiere und des Menschen übertragen und, wie mir scheint, dabei einen großen Irrtum begangen.

RAWITZ (113) schon sagte: »Nirgends ist bekanntlich der Schluß per analogiam gefährlicher und für die Wissenschaft verwirrender, als im Gebiete der Nervenhistologie« und er hatte Recht, denn ohne weit nach Beispielen zu suchen, kann man direkt darauf hinweisen, daß, wenn man auf Analogien basieren wollte, so könnte man die Herzganglien des Froschherzens selbst als nicht zum sympathischen Nervensystem sondern zum Typus der spinalen Ganglien gehörend (s. meine Arbeit in der Internat. Monatsschr. für Anatomie und Physiologie, Bd. XXV) betrachten.

Ich habe lange an meinen aus dem Herzen vagotomierter Hunde angefertigten und nach MARCHI behandelten Präparaten nach Degenerationsbildern der pericellulären Geflechte, die manche Nervenzellen der Ganglien umgeben, gesucht; allein bis jetzt immer erfolglos. Ich konnte bloß mitunter einzelne degenerierte Fasern, die in diesem oder jenem Ganglion verliefen, sehen, konnte sehen, wie diese Fasern sich zeitweise zwischen den Ganglienzellen dahinschlängelten, sie blieben aber, wie es scheint, stets den Nervenzellen des Ganglion fremd, weil,

wie gesagt, es mir nie gelang eine Degeneration ihrer Endigungen im Ganglion zu sehen.

ad 3) Nachdem in betreff der vorhergehenden Frage negative Ergebnisse erhalten wurden, mußte man meinen, daß die Fasern des Vagus bei Säugetieren nicht in den Herzganglien mit pericellulären Geflechten enden, wie ich selbst das früher annahm (Arbeiten der Gesellschaft Russischer Ärzte in Petersburg für Jahr 1907 und Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie 1908) und wie es auch andre Autoren, wie z. B. Dogiel (12), ohne irgend ein Tatsachenmaterial zu besitzen, voraussetzten. Nachdem sich das herausgestellt hatte, mußte angenommen werden, daß folglich die Vagusfasern unmittelbar an dem Herzmuskel enden und zwar mit denjenigen Endapparaten, die, wie wir schon gesehen haben, viele Autoren im Myocard beschrieben haben, d. h. mit knopfförmigen Apparaten. Wie ich schon sagte, gelang es mir in der Tat, die Spuren degenerierter Nervenendigungen an den Herzmuskelfasern aufzudecken (s. F. 39 u. 40), allein, das allgemeine Aussehen, die Größe und Form dieser degenerierten Apparate, schienen mir so wenig dem allgemeinen Aussehen, der Größe und Form der gewöhnlichen knopfförmigen Endigungen im Myocard zu entsprechen, daß ich den Verdacht schöpfte, die genannten zwei nervösen Gebilde wären, möglicherweise nicht identisch. Es war mir klar, daß eine nähere Aufklärung dieses Umstandes von großer Bedeutung sein kann, weil, sollte es sich in der Tat herausstellen, daß wir es in den zwei genannten Fällen mit verschiedenen Nervenendapparaten zu tun haben, dann folgen würde, daß im Myocard, an seinen Fasern zweierlei Nervenendigungen vorkommen: die einen — schon von vielen Autoren beschriebenen knopfförmigen Endigungen, und andre — die jetzt zum erstenmal von mir gefunden worden sind, mit denen die Fasern des Nervus vagus an den Herzmuskeln enden.

Dieses alles im Auge behaltend suchte ich nach einer Methode, mittels welcher faktisch die Identität oder Verschiedenheit dieser zwei Nervengebilde bewiesen werden könnte und wandte schließlich folgende Experimentiermethodik an:

21. II. 1909. Hofhund. Gewicht 34,5 Pfund. Subcutane Injektion von 4,5 ccm einer 3%igen Lösung Morphii hydrochlorici. Während der Operation gingen 4 ccm Chloroform drauf. Es wurde beiderseitige Durchschneidung der cervicalen Stämme der Nervi vagosympathici ausgeführt. Der Hund wurde am Leben gelassen, und es wurden an ihm nachher alle jenen Erscheinungen, wie auch bei vorhergenannten Hunden, wie ich sie oben beschrieben habe, beobachtet. Am

15. III. 1909 wurde dieser Hund getötet durch Sichverblutenlassen. Die Nerven wurden dann ebenso behandelt, wie in den vorhergehenden Experimenten. Aus jedem Herzabschnitt wurde ferner ein Stückchen nach MARCHI bearbeitet, während die ganze übrige Herzmasse nach meiner Modifikation der EHRLICHschen Methode gefärbt wurde. Die ersten dieser Präparate sollten die Überzeugung schaffen, daß im gegebenen Falle in der Tat die Vagusstämme durchschnitten seien, die zweiten, daß auch im gegebenen Falle die Endigungen der Nervenfasern des durchschnittenen Systems degeneriert seien, die dritten sollten beweisen (im Falle eines positiven Ergebnisses), ob wir im Myocard außer den knopfförmigen auch noch irgendwelche andre Nervenendigungen haben oder ob eben diese knopfförmigen Endigungen bei unsern Operationen degenerierten (degenerierte Nervenfasern und ihre Endigungen färben sich nicht mit Methylenblau). Eine genaue Untersuchung aller dieser Präparate zeigte, daß die Nerven in der Tat durchschnitten waren, Entartungsbilder der Nervenendigungen an den Herzmuskelfasern, wie sie in den vorhergehenden Fällen beobachtet wurden, waren auch in diesem vorhanden. Die Präparate dieses Experimentes endlich bewiesen, daß nach Durchschneidung beider Vagi die knopfförmigen Nervenendigungen an den Herzmuskeln vom Entartungsprozeß unberührt bleiben und sich, wie sonst üblich, mit Methylenblau färben. Als Beispiel habe ich auf Fig. 28 und 36 solche Endigungen abgebildet, wobei ich es für überflüssig hielt eine größere Anzahl dieser Endigungen und mannigfaltige Formen derselben, die schon oben beschrieben wurden, abzubilden, da schon sehr viele solcher Abbildungen in den Arbeiten andrer Autoren über die »motorischen« Nervenendigungen im Herzen zu finden sind.

Es folgen also aus diesem Experimente mit logischer Notwendigkeit die drei Schlüsse: 1) an den Herzmuskelzellen des Hundes (und wahrscheinlich auch aller andern höheren Tiere) kommen zweierlei Nervenendigungen vor; 2) eine Abart dieser Endigungen kennen wir morphologisch, und sie steht nicht mit den Fasern der in diesem Experimente durchschnittenen Nerven im Zusammenhang; 3) die andre Abart dieser Endigungen war bis jetzt noch unbekannt und ihre Form kennen wir nicht. Die zweite Abart der Endigungen, stellt die Endigungen der Nervenfasern des im gegebenen Experimente durchschnittenen Systems dar.

Es ist natürlich, daß ich hiernach mit neuer Energie und Lust eine genaue Untersuchung aller meiner während der Zeitdauer von 4 Jahren mit Methylenblau gefärbten Präparate vom Herzen vor-

nahm und im Resultate dieser großen Arbeit gelang es mir, wenn auch nicht oft an den Herzmuskelfasern solche Endapparate zu finden, die bis jetzt noch nicht beschrieben worden sind und die mir selbst früher an den Präparaten entgingen. Auf Fig. 26 und 32 gebe ich die Abbildungen dieser Abart von Nervenendigungen bei zwei verschieden starken Vergrößerungen. Ich konnte beobachten, daß sich von einer Nervenfaser mitunter ein feines Ästchen abzweigt, welches darauf an dieser oder jener Herzmuskelzelle mit einem besondern Endapparate endet. Dieser letztere kann in verschiedenen Fällen von verschiedener Form sein, ganz allgemein gesagt, besteht er aber aus einer bedeutenden Anhäufung von Nervensubstanz, welche die Form sich teilender, gewundener und unregelmäßig konturierter Bändchen besitzt, die sich auf der Nervenfaser in Form eines Häufchens auf einem umschriebenen Raume lagern. Auf Fig. 26 und 32 sehen wir solch eine Nervenfaser, die sich schließlich dichotomisch teilt. Eines der Ästchen erster Ordnung, die durch diese Teilung entstanden sind, endet weiter mit dem charakteristischen Endapparat, während das andre dieser Ästchen, nachdem es einen gewissen Weg zurückgelegt hat, sich aufs neue dichotomisch teilt. Das eine Ästchen zweiter Ordnung endet ebenfalls mit diesem Apparat, während sich das andre noch in zwei Ästchen dritter Ordnung teilt, von denen jedes ebenfalls mit solch einem Apparat endet. Ein Vergleich der Endapparate dieses Typus mit den gewöhnlichen knopfförmigen Endapparaten zeigt, daß wir im gegebenen Fall zweifellos zwei Abarten von Nervenendigungen an den Herzmuskeln der Säugetiere vor uns haben, so verschieden ist ihr allgemeines Aussehen, ihre Form und Größe (Fig. 28, 32 u. 36 sind bei gleichstarker Vergrößerung gezeichnet). Der Vergleich der von mir gefundenen Nervenendapparate mit denjenigen Degenerationsbildern, die oben beschrieben worden sind (s. Fig. 26 u. 40, die bei gleichstarker Vergrößerung gezeichnet sind), zeigt eine große Ähnlichkeit dieser Apparate in betreff ihrer Dimensionen und der allgemeinen Umrisse, was ihre Identität voraussetzen läßt. Aus den vorhergehenden Tatsachen folgt also: daß es 1) an den Herzmuskelfasern der Säugetiere zwei Arten von Nervenendigungen gibt; 2) eine Abart dieser Endigungen sind knopfförmige Nervenendigungen, die nicht Endigungen der Vagusfasern darstellen; 3) die andre Abart dieser Nervenendigungen ist jetzt von mir abgebildet und beschrieben worden, und diese Nervenendigungen stellen Apparate dar, mit denen an den Herzmuskeln die Fasern des N. vagus enden.

Ferner entsteht natürlich von selbst die Frage über die funktionelle Bedeutung dieser zwei Typen von Endapparaten an den Herzmuskeln.

Mir klar bewußt, daß diese Frage schon über die Grenzen der vorliegenden morphologischen Arbeit hinausgeht und schon eine rein physiologische Frage ist, möchte ich dennoch hier einige diesbezügliche Gedanken aussprechen, die den Standpunkt des Autors gegenüber der aufgeworfenen Frage klarlegen können. Diese Gedanken beziehen sich aber vornehmlich auf die Frage über die sensiblen Nervenendigungen an den Herzmuskelzellen und deshalb übertrage ich sie in das folgende Kapitel.

4. Die sensiblen Nervenendigungen an den Herzmuskeln.

Von der Überzeugung aus, daß die Funktion des nervösen Endapparates aufs engste mit seinem Bau verknüpft ist und daß gleichgebaute Nervenendapparate auch die gleiche Funktion besitzen, möchte ich zunächst darauf hinweisen, daß, wie es scheint, mit der Frage über die »motorischen« Nervenendigungen im Säugetierherzen sich die gleiche Geschichte, die gleiche Metamorphose vollziehen muß, wie sie ihrerzeit die Frage über die Nervenendigungen in den Augenmuskeln der Säugetiere erfahren hat. In den Augenmuskeln einer großen Anzahl von Säugetieren (Mensch, Affe, Hund, Katze, Pferd, Ochse, Kamel, Eselin, Kaninchen) sind bekanntlich schon gegenwärtig Nervenendigungen beschrieben, die vollständig gleich sind denjenigen Nervenendigungen im Myocard, welche die früheren Autoren und auch jetzt alle als motorische Nervenendigungen im Herzen ansehen. Und auch in den Augenmuskeln hielt Retzius (46) die genannten Nervenendigungen, als er sie zuerst entdeckte, für motorische und bezeichnete sie als atypische Form dieser Endigungen. Allein Huber (61) bewies am Kaninchen, daß diese Retziusschen atypischen motorischen Endigungen in den Augenmuskeln keine motorischen, sondern sensible Nervenendigungen sind. Crevatin (114) bestätigte die Beobachtungen Hubers und dehnte sie außer auf das Kaninchen auch noch auf Mensch, Ochse, Eselin und Kamel aus, und A. Dogiel bestätigte in der letzten Zeit (12) die Ansichten der beiden vorhergehenden Autoren und beschrieb die gleichen Endigungen auch in den Augenmuskeln vom Affen, Pferd, Hund und Katze (er sah sie auch beim Menschen und Ochsen).

Auf Grund des gleichen Baues der knopfförmigen Nervenendigungen im Myocard und solcher Endigungen in den Augenmuskeln und auf Grund aller oben angeführten Tatsachen, glaube ich, daß die knopfförmigen Endigungen im Myocard sensible Endigungen sind, wie das schon für die gleichen Endigungen in den Augenmuskeln bewiesen ist. Ich glaube ferner, daß dieser Typus der sensiblen nervösen Apparate

sich nur in solchen Muskeln findet (wie der Herzmuskel und die Augenmuskeln), die eine Sensibilität besonderer Art besitzen müssen, um jenes unendlich feine, komplizierte und lebhafte Spiel von Muskelkontraktionen vollbringen zu können, in welchen sich die große Vollkommenheit des Baues mancher Organe (wie das Herz und der motorische Apparat des Augapfels) äußert.

Vor 18 Jahren ist in der Literatur angegeben worden, daß sich an den Herzmuskelfasern besonders kompliziert geformte Endigungen finden, welche die Endapparate des einen der Fortsätze der in der Herzwand gelegenen bipolaren Ganglienzellen darstellen. Diese Angaben gingen von BERKLEY (5) aus. Er untersuchte, wie schon oben erwähnt, das Herz von Maus und Ratte mit Hilfe der Silberimprägnation des Gewebes nach der Methode von GOLGI und sah, daß neben dem stark ausgereckten Netz gewöhnlich variköser Nervenfasern, welches er im Myocard der genannten Nager beschrieben hat, noch gröbere, nicht variköse Fasern vorkommen, die, wie es scheint, in keiner Beziehung zum Netze stehen und ganz anders als die beschriebenen Fäserchen dieses Netzes enden. Diese nicht varikösen Fäserchen finden sich in großer Zahl im Muskelgewebe, gewöhnlich in gewisser Entfernung von den Blutgefäßen. Sie verlaufen auf welligen Wegen zwischen den Muskelbündeln und bilden, wenn sie sich ihren Enden nähern, Figuren von verschiedener Größe und Kompliziertheit. Diese Endigungen haben mitunter die Form einer Feder, in welcher einzelne schwarze Massen, von dunklerer Färbung als der ganze Apparat zu sehen sind, oder haben irgendeine andre nicht minder komplizierte Form.

Bei der Darlegung der Ansicht BERKLEYS in betreff der Frage über den Bau der Herznervenzellen, haben wir schon darüber gesprochen (65), daß nach diesem Autor in den Verlauf fast einer jeden solchen besonderen Faser ein besonderer ganglöser Körper eingeschaltet ist, den er für eine bipolare Zelle hält und daß er die obengenannten komplizierten Endapparate als die Endigungen eben eines der Fortsätze dieser Zelle betrachtet. Eben die Anwesenheit einer Zelle (nach BERKLEY) auf dem Wege einer nach BERKLEY nervösen Faser, war der Grund dafür, daß sich dieser Autor genötigt hielt, diese Endigungen als sensible zu betrachten. Diese komplizierten Endigungen liegen nach BERKLEY auf den Muskelzellen, auf ihrem Sarcolemm.

Allein, viele nachfolgende Autoren konnten diese Angaben BERKLEYS nicht bestätigen (HEYMANS, DEMOOR, SCHMIDT, HUBER), stellten im Gegenteil die Anwesenheit solcher Endigungen im Herzmuskel in Abrede und wiesen auf die Irrtümlichkeit der Angaben BERKLEYS hin.

Heymans und Demoor (10) weisen in ihrer gemeinsamen, schon mehrmals zitierten und ebenfalls mittels der Golgi-Methode ausgeführten Arbeit einfach darauf hin, daß nie solche Nervenendigungen gesehen wurden, wie sie von Berkley an den Herzmuskeln beschrieben worden sind. Schmidt (60) gab an, daß er nie solche bipolare Zellen im Säugetierherzen gesehen hat, wie sie Berkley beschrieb und daß, seiner Ansicht nach, die von Berkley unter diesem Namen beschriebenen Gebilde keine Nervenzellen, sondern gewöhnliche Varikositäten sind. (Berkley konnte in ihnen ebenfalls keinen Kern sehen.) In demselben Jahre teilte auch Huber mit, daß er nie solche Endigungen, wie die von Berkley beschriebenen, gesehen habe. Er meint, daß diese Endigungen Berkleys, möglicherweise die Kerne der Scheide markloser Nervenfasern sind, die bei Färbung mit Methylenblau ganz deutlich zu sehen sind, nach der Golgi-Methode aber mitunter Bilder liefern, welche denjenigen ähnlich sind, die Berkley als sensible Nervenapparate an den Herzmuskelfasern ansprach. Ich kann mich jedoch nicht den letzten vier Autoren anschließen und kann nicht sagen, daß man solche Bilder, wie sie Berkley beschrieben hat, an Präparaten vom Herzen nicht sehen könnte. Nicht nur bei Silberimprägnation der Gewebe nach der Golgi-Methode, die bekanntlich stets nur Silhouettabbildungen der Gewebselemente gibt, sondern auch bei der Färbung der Präparate mit Methylenblau konnte ich verhältnismäßig oft Gebilde sehen, die stark an diejenigen erinnerten, welche Berkley beschrieben und abgebildet hat. An den Herzmuskelfasern konnte ich gelegentlich recht komplizierte Figuren sehen, bald sternförmige, bald in Form einer Feder usw. Diese Figuren erscheinen bei intensiver Methylenblaufärbung homogen. Sie stehen jedoch in keiner direkten Beziehung zu den Muskeln, da man sie auch im visceralen Pericardblatt antreffen kann, und außerdem stellt es sich heraus, daß diese Gebilde nichts Gemeinsames mit dem Nervengewebe haben: bei guter Methylenblaufärbung kann man in ihnen stets die Anwesenheit eines sich intensiv färbenden Kernes konstatieren und man muß sie als einfache Bindegewebszellen anerkennen. Auf Fig. 37 habe ich einige solcher Zellen von verschiedener Form abgebildet. Mitunter kann es scheinen, daß diese Zellen, die Berkley für Nervenendigungen hielt, mit Nervenfasern in Verbindung stehen, wie ich das in zwei Fällen abgebildet habe; allein bei genauer Untersuchung solcher Stellen mittels starker Vergrößerungen kommt man zur Überzeugung, daß diese Verbindung eine nur scheinbare ist, und daß in Wirklichkeit in solchen Fällen nur eine einfache Überkreuzung der Nervenfaser mit

einem feinen Fortsatze einer der beschriebenen Zellen vorhanden ist, oder aber, daß gerade am Berührungsort der Nervenfaser mit dem Fortsatze einer solchen Zelle die Färbung dieser Faser verschwindet. Außerdem hatte ich Gelegenheit im Herzen von Pferd, Katze und Kaninchen sehr sonderbare Zellen zu sehen, von denen ich eine Gruppe auf Fig. 37 abgebildet habe. Diese Zellen besitzen große Dimensionen und lange Fortsätze. Sie liegen gewöhnlich bündelartig in der Grenzschicht zwischen Myocard und Epicard, wobei sie bald bipolar, bald mit drei, bald mit viel Fortsätzen versehen sind. Es ist möglich, daß ich in Zukunft diese Zellen genauer beschreiben werde, jetzt will ich nur bemerken, daß sie am wahrscheinlichsten den großen, man kann sagen Riesenfibroblasten zugezählt werden müssen. Die Fortsätze dieser Zellen haben mitunter eine sehr beträchtliche Länge, wobei sie sich bedeutend verjüngen und Nervenfasern ähnlich werden. Allein, bei einiger Erfahrung kann man sie an mit Methylenblau gefärbten Präparaten immer sofort von Nervenfasern unterscheiden, was man nicht von mit Silber nach der Golgi-Methode imprägnierten Präparaten sagen kann. Einige Mal konnte ich beobachten, wie ein solcher Fortsatz eines der beschriebenen Fibroblasten einer der oben beschriebenen kleinen stern- oder federförmigen (s. Fig. 37) Bindegewebszellen eng anliegend endete, und dann entstand ein volles Bild jener nervösen Gebilde Berkleys, von denen eben die Rede war.

Ich glaube also, daß die Gebilde, welche Berkley im Myocard des Säugetierherzens unter dem Namen sensibler, mit besonderen bipolaren Nervenzellen in Verbindung stehender, Nervenzellen an den Herzmuskeln nichts Gemeinsames mit dem Nervengewebe haben und Bindegewebsgebilde darstellen.

Die Beschreibung der Nerven des Myocards abschließend, möchte ich noch speziell bei der Frage über die Nerven des sogenannten atrioventriculären Muskelbündels von His und andren verweilen, in Anbetracht der großen Bedeutung, welche manche Autoren (Keith, Flack, Tawara und andre) diesem Bündel und andern beilegen. Allein gerade in Bezug auf die Nerven ist dieses Bündel von andern noch sehr wenig untersucht und die Angaben von Keith (115), Tawara (116) und andern gehen in dieser Richtung nur auf die Behauptung der Tatsache, daß im Hisschen Bündel Nervenfasern vorhanden sind, hinaus.

VI. Die Nerven des Endocardiums.

Das Endocardium stellt diejenige Schicht der Herzwand vor, welche bei den Säugetieren niemals Nervenzellen enthält. In dieser

Schicht des Herzens ist nur ein ziemlich dichtes Nervennetz vorhanden und eine Masse der unlängst von mir beschriebenen sensiblen Nervenendapparate.

1. Die Nervengeflechte des Endocardiums.

Die Frage über die Nerven des Endocardiums hat keine große Literatur und war bis jetzt wenig bearbeitet.

Toldt (117) erwähnt nur, daß direkt unter dem Endocardium ein Geflecht aus markhaltigen Nervenfasern gelagert ist, das niemals Ganglienzellen enthält. Von diesem Geflecht erhält das Endocardium dünne Nervenfäden, deren Endigung, zu seiner Zeit, ganz unbekannt blieb.

In die semilunaren Klappen treten, nach P. Jacques (25), die Nervenfasern in den vorderen Teil des befestigten Randes ein. In diesem Teil verflechten sie sich miteinander und bilden ein Geflecht, von dem Nervenfasern abgehen, die sich zum freien Rand der Klappe hinziehen. Auf ihrem Wege verzweigen sich diese Nervenfasern, indem sie bald einzeln gehen, bald sich in Bündel verbinden, sehr schwach und anastomosieren miteinander sehr selten.

Was die Innervation der atrioventricularen Klappen anbelangt, so bemerkte P. Jacques (25) in ihrer Bindegewebsschicht nur variköse Nervenfasern, die parallel der Oberfläche sich hinziehen. Diese Fasern bilden nach Heymans und Demoor (10), ein Geflecht, das sich unter dem Endothelium der Klappen lagert, wobei von ihm sich Endfäserchen abzweigen, welche entweder zu den Endothelialzellen treten oder direkt unter ihnen endigen.

Eben solch ein Geflecht der Nervenfasern beobachteten die genannten Autoren auch unter dem Endothelium der Herzklappen [vor ihnen Tümänzew und Joh. Dogiel (13)] beim Frosche, wobei sie angeben, daß die Endfäserchen, die von ihnen abgehen, in dem Protoplasma der Endothelialzellen endigen.

Die ersten zweifellosen und vollkommen bestimmten sensiblen Nervenendapparate im Endocardium der Amphibien und Säugetiere wurden im Jahre 1895 von A. Smirnow entdeckt.

Dieser Autor (55) beobachtete auf Präparaten von Hunde-, Katzen-, Kaninchen- und Herzen andrer Säugetiere, die nach der Methode von Ehrlich bearbeitet wurden, ein mächtiges Nervengeflecht im Endocardium. Dieses Geflecht wurde von dicken Nervenstämmchen gebildet, die aus markhaltigen und marklosen Nervenfasern bestanden und das direkt unter dem Endocardium gelagert war. Von diesem

Subendocardialgeflecht zweigen sich nach A. Smirnow andre Nervenäste von kleinerem Umfang ab, die sich längst der ganzen Schicht des Endocardiums lagernd, noch einige eigentliche Endocardialgeflechte bilden. Von diesen letzteren, ihrerseits, gehen noch dünnere Bündel von Nervenfasern ab, die sich zum Endothelium hinziehen und direkt unter ihm ebenfalls ein besonderes Subendothelialgeflecht bilden.

Außer allen diesen Geflechten, die sich im Bindegewebe des Endocardiums lagern, beschreibt A. Smirnow noch intraendotheliale Nerven, die sich von subendothelialem Geflecht abzweigen, das Aussehen von varikösen Fäden haben und das Endothelium durchdringen, um zwischen den Endothelialzellen zu endigen.

V. Schmidt (60) und A. Dogiel (12) bestätigten die Existenz von subendocardialen, eigentlich endocardialen und subendothelialen Nervengeflechten, die von A. Smirnow angegeben sind. V. Schmidt beobachtete auch, daß einzelne Fasern in das Endothelium eindringen und entweder zwischen, oder direkt unter den Endothelialzellen endigen. A. Dogiel jedoch bemerkt, daß es ihm niemals gelang, die intraendothelialen Nerven A. Smirnows zu beobachten.

In meiner Arbeit über die Struktur des intracardialen Nervensystems der Säugetiere versuchte ich eine kurze Beschreibung der Nervengeflechte im Visceralblatte des Pericardiums und in den äußeren Schichten des Myocardiums der Säugetiere zu geben. Aus den Präparaten, nach denen die Beschreibung gemacht wurde, ist ersichtlich, daß alle Nervengeflechte der bezeichneten Schichten der Herzwand aus einem Grundgeflecht herstammen, das in der Grenzfläche zwischen dem Myocardium und dem Visceralblatte des Pericardiums gelagert ist.

Außer allen andern Nervenstämmchen, die sich von diesem Grundgeflecht abzweigen und in die Bildung der genannten Geflechte eingehen, treten von ihm ziemlich dicke Nervenäste ab, die aus einer großen Anzahl markhaltiger und markloser Nervenfasern bestehen, die sich beinahe gar nicht verzweigt in die Tiefe des Myocardiums begeben. Es scheint mir, daß man gerade diese Nervenäste auf den Flächenpräparaten des Endocardiums beobachten kann, wenn man mit letzterem die untergelagerte Schicht des Myocardiums in natürlicher Verbindung läßt. Auf solchen Präparaten ist zu sehen, daß sich aus dem Myocardium in der Richtung nach oben, d. h. zum Endocardium Nervenäste hinziehen, die ziemlich umfangreich sind und aus vielen marklosen und markhaltigen Nervenfasern bestehen. Sie verändern ihre Richtung, fangen sogleich an sich zu verzweigen, verwickeln sich und anastomo-

sieren miteinander. Durch die soeben genannten Veränderungen bilden diese Nervenstämmchen ein Geflecht.

Bei dem sorgfältigen Studium vielfacher Präparate, die zu der uns beschäftigenden Frage gehören, kam ich zur Überzeugung, daß man das Nervengeflecht des Endocardiums nicht in die vielfachen Abteilungen einteilen kann, die A. Smirnow, V. Schmidt u. a. feststellen. Auf diesen Präparaten kann man stellenweise bald dichtere, bald lockere und weniger dichte Geflechte beobachten, was davon abhängt, ob das entsprechende Präparat das Endocardium der Vorhöfe, Ventrikeln oder — die eine oder ändre der Herzklappen vorstellt usw. Im Endocardium ist ein ganzes Nervengeflecht gelagert, das sich ununterbrochen von einem Teil zum andern fortpflanzt, indem es seine ganze Masse durchdringt.

Dieses Nervengeflecht des Endocardiums geht von den Teilen, die die Ventrikelwand und die musculi papillares bedecken, direkt auf die chordae tendineae über und dringt mit ihnen in die Atrioventricularklappen. Auf die untere, zu den Ventrikeln gekehrte Fläche dieser Klappen geht das genannte Nervengeflecht ebenfalls ununterbrochen über von den Ventrikelwänden mit einem Teil der Fasern des Geflechts, das sich in den chordis tendineis hinzog. Was den andern Teil der Fasern dieses Geflechtes anbelangt, so gehen sie auf die obere, zu den Vorhöfen gekehrte Fläche der Klappen über, und von hier setzen sie sich ununterbrochen auf die Vorhöfe und Herzaurikeln über. Das Nervengeflecht geht von den Ventrikeln ebenfalls auf die Valvulae semilunares über, wohin sich auch die Zweige von der unteren, den Ventrikeln zu gekehrten Fläche der Atrioventricularklappen fortsetzen.

a. Das beschriebene Nervengeflecht ist im Endocardium der Vorhöfe in vielen Flächen gelagert zwischen ihren Grenzlagen: über dem Myocardium und unter dem Endothelium. Jedoch auch hier ist kaum die Einteilung des ganzen Nervengeflechtes auf viele Teile angebracht, die von A. Smirnow, V. Schmidt u. a. vermutet wird. Das Geflecht erscheint sehr locker, behält denselben Charakter in allen Flächen des Endocardiums, wobei seine einzelnen Schlingen die verschiedenste Richtung annehmen, wobei sie mit ihrer Längsachse mit der Richtung der hier vielfach durchgehenden elastischen Fasern übereinstimmen.

b. Im Endocardium der Herzaurikeln und Ventrikeln, wo es vielfache Trabeculae carneae gibt, hat das beschriebene Nervengeflecht beinahe ebensolch eine Lage, wie im Endocardium der Vorhöfe. Jedoch hier, z. B. in den Ventrikeln, lagert es sich in einer kleineren

Anzahl von Flächen, was natürlich mit der Tatsache in Verbindung steht, daß hier auch die ganze Schicht des Endocardiums, wie bekannt, etwas dünner ist.

c. In der Umgegend der Basis der Papillarmuskeln und auf einen Teil derselben wird das Nervengeflecht dichter, seine Schlingen werden bedeutend kleiner, als in den schon beschriebenen Stellen des Endocardiums. Hier lagert es sich nur in der oberflächlichen Bindegewebsschicht und erscheint sehr dünn und fein nach seiner Architektonik. Langerhans (31) behauptete, daß im Gebiet der Trabeculae carneae und papillären Muskeln keine markhaltigen Nervenfasern vorhanden sind. Er untersuchte in dieser Richtung das Herz des Hundes und des Kaninchens, sie mit 0,1%ige Osmiumsäure bearbeitend oder auch seine Präparate ohne jede Bearbeitung im frischen Zustande betrachtend. Die Färbungsmethode der Nervenelemente mit Methylenblau erscheint, wie es bekannt ist, als die beste und spezifische Färbungsmethode der markhaltigen Nervenfasern und auf solchen Präparaten sah ich beständig in den von Langerhans angeführten Gebieten wie auch im Bestande des ganzen beschriebenen Geflechts des Endocardiums markhaltige und marklose Fasern, von denen die letzteren hier vorherrschten.

d. Von diesem Abschnitte des hier dichteren Geflechtes gehen einzelne Nervenfasern oder ganze, wenn auch dünne Bündel ab, die sich zur Spitze der Papillarmuskeln hinziehen und weiterhin in die Chordae tendineae übergehen. Die letzteren haben ein Nervengeflecht mit stark ausgedehnten Schlingen, wobei ihre Längsachse hier mit der Richtung der Chordae tendineae übereinstimmt.

e. Das beschriebene Geflecht wird verwickelter indem es auf die Atrioventricularklappen übergeht. Beim freien Rand der Klappen haben die Nervenfasern eine radiale Lagerung; etwas weiter vom Rande ist das Geflecht von Schlingen gebildet, zwischen deren Richtungen die prävaliert, die ungefähr parallel dem freien Rande der Klappen läuft; sodann nimmt in der Nähe der Befestigungsstelle der Atrioventricularklappen und in der Gegend der Faserringe (Annuli fibrosi atrioventriculares) das beschriebene Geflecht ungefähr denselben Charakter an, wie auch auf dem Grundteil der Papillarmuskeln und in ihrer Umgegend.

f. Was jetzt die Valvulae semilunares anbelangt, so erscheint das Nervengeflecht an ihrem freien Rande sehr locker, in der Richtung zur Befestigungsstelle jedoch wird es dichter und verwickelter, indem es sich in mehreren Flächen lagert.

Die sensiblen Nervenendigungen im Endocardium.

Die ersten zweifellosen und vollkommen bestimmten sensiblen Nervenapparate im Endocardium der Amphibien und Säugetiere wurden im Jahre 1895 von A. Smirnow entdeckt.

A. Smirnow gelang es zu beobachten, daß einzelne Nervenfasern der Subendocardial- und des eigentlichen Endocardialgeflechtes in der Bindegewebsschicht des Endocardiums mit besonderen sensiblen Nervenendapparaten endigen, in Form von Gesträuchen und Bäumchen verschiedener Größe.

Einige von diesen baumförmigen sensiblen Apparate lagern sich, nach A. Smirnow, auf (oder vielleicht in) eine besondere Unterlage, die aus einer besonderen homogenen Grundsubstanz besteht, die Körner enthält. Diese Unterlage nannte der erwähnte Autor — »sensible Unterlage«.

Gleiche baumförmige Apparate beobachtete A. Smirnow längs der ganzen Schicht des Vorhofendocardiums in ihrer Scheidewand, seltener in Ventrikelendocardium und ihrer Scheidewand, zuweilen auch in dem Bindegewebe zwischen den Muskelbündeln des Myocardiums. A. Smirnow meint, daß die von ihm entdeckten baumförmigen sensiblen Apparate im Endocardium die Endigungen der Nervi depressoris vorstellen.

Alle diese von A. Smirnow entdeckten Tatsachen wurden in späteren Jahren von andern Beobachtern bestätigt.

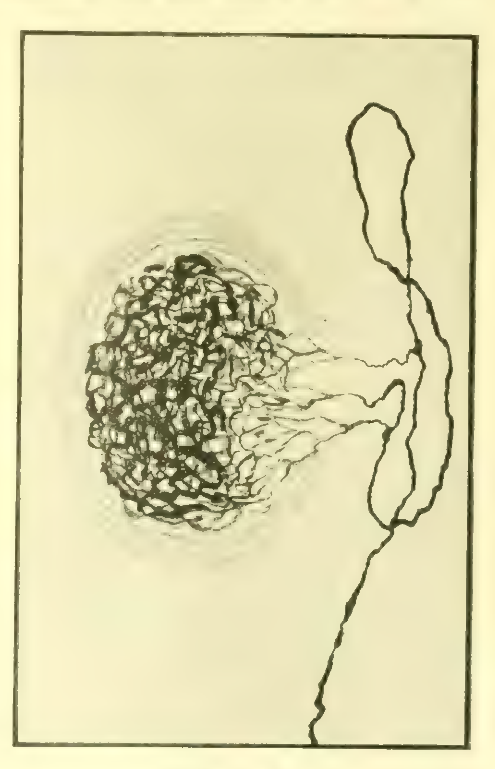
V. Schmidt sah auf Präparaten vom Herzen eines 2 Wochen alten Hundes, die nach der Methode von Golgi bearbeitet wurden, Nervengebilde, die hauptsächlich in den Bindegewebsschichten zwischen den Muskelbündeln des Myocardiums gelagert waren und die er für dieselben baumförmigen sensiblen Apparate hält, die von A. Smirnow beschrieben worden sind. A. Dogiel (12) bestätigt auch diese Entdeckung A. Smirnows.

In verschiedenen Schichten des Ventrikel- und Vorhofendocardiums gelang es mir vielfältige Formen von sensiblen Nervenendapparaten zu entdecken, die noch von keinem im Endocardium beschrieben worden sind. Nur im Endothelium habe ich niemals die intraendothelialen Nerven gesehen, die von A. Smirnow, V. Schmidt u. a. beschrieben sind.

Alle Nervenendapparate des Endocardiums können in zwei Gruppen eingeteilt werden, je nach dem ob sie eine mehr oder weniger differenzierte Kapsel haben oder nicht: A. eingekapselte Nervenendapparate und B. uneingekapselte Nervenendapparate.

2. Eingekapselte Nervenendapparate.

Eingekapselte Nervenknäuel (Textfig. 6). Diese Endapparate gelang es mir häufiger im Endocardium der Vorhöfe, als der Ventrikel zu beobachten. Zuweilen erreichen sie einen sehr großen Umfang, indem sie sich dann ein Gesichtsfeld des Mikroskops bei Oc. 4 und Objekt 7 von Leitz einnehmen, überhaupt haben sie jedoch eine sehr verschiedene Größe, Form und Aussehen.



Textfig. 6.
Inkapsuliertes Nervenknäuelchen. Endocard des Pferdes. Oc. 2, Obj. 3. Methylenblaufärbung.

Wenn sie eine regelmäßige Form haben, so sind sie in der Mehrzahl der Fälle rund, oval oder elliptisch, häufiger jedoch sind die eingekapselten Nervenknäuel von unregelmäßiger Form, indem sie Vertiefungen in ihrer Peripherie erhalten.

Ihre Konturen erscheinen ziemlich gleichmäßig, glatt, was nach meiner Ansicht, durch die komprimierende Wirkung der Bindegewebskapsel erklärt wird. Diese Kapsel erscheint aus Schichten zu bestehen, färbt sich zuweilen durch Methylenblau hellblau und geht ganz allmählich in das sie umgebende Bindegewebe über, wobei es von ihm nicht deutlich abgegrenzt ist. Sie geht zuweilen in die Vertiefungen, die man von Zeit zu Zeit auf der Peripherie der Knäuel antrifft, hinein, und kann dadurch einen Nervenknäuel dem Scheine nach in mehrere Teile, die zwischen einander verbunden sind, einteilen.

Die soeben beschriebene Kapsel grenzt somit einen Teil in der Bindegewebsschicht des Endocardiums ab, der schon längst den Namen »Innenkolben« erhalten hat.

In diesem ist der Nervenendapparat gelagert, in Form eines dichten, verwickelten und komplizierten Knäuels von Nervenfäden, die in verschiedenen Richtungen gehen, sich verwickeln und miteinander anastomosieren.

Was die Frage anbelangt, womit die vielfachen, wenn auch nicht umfangreichen Zwischenräume, die zwischen den Knäuelfäden bleiben, ausgefüllt sind, so kann ich in dieser Beziehung nur meine frühere Meinung, die mit der von A. Dogiel übereinstimmt, wiederholen, nämlich, daß zu Lebzeiten die Zwischenräume wahrscheinlich mit Lymphe ausgefüllt werden, die bei der Bearbeitung gerinnend, die körnigen und Zellenstrukturen des Innenkolben simulieren kann, die von andern Autoren beschrieben worden sind. (Diese Frage ist ausführlicher in meiner Arbeit über die sensiblen Nervenendigungen in der Harnblase der Säugetiere behandelt. Archiv für mikroskopische Anatomie usw. Bd. LXXI).

Der eingekapselte Nervenknäuel befindet sich im Zusammenhang bald mit einer von den markhaltigen Nervenfasern, bald mit mehreren von ihnen; wobei es, wie im ersteren, so auch im letzteren Falle möglich ist, zuweilen noch eine oder mehrere dünne variköse marklose Nervenfasern zu beobachten, die ebenfalls mit den Fäden des Knäuels in Verbindung stehen.

Ein Teil dieser Fasern, die sich vom allgemeinen Nervennetz des Endocardiums abteilen, nehmen an der Bildung des entsprechenden Knäuels Anteil, wogegen der andre Teil nur zur Verbindung des entsprechenden Knäuels mit einem gleichen andern Apparat dient; folglich können einige Fasern der zweiten Gruppe (verbindende Fasern) andre Knäuel bildende Fasern vorstellen. Bis zur letzten Zeit galt in der entsprechenden Literatur die Meinung, daß nur die erwähnten marklosen Nervenfasern eine verbindende Rolle spielen können, ich zeigte jedoch in der soeben zitierten Arbeit (Archiv für mikroskopische Anatomie usw. Bd. LXXI), daß auch die verbindenden Fasern markhaltig werden können, d. h. als markhaltige Nervenfasern erscheinen können.

Die eingekapselten Nervenknäuel liegen im Endocardium bald einzeln, bald sammeln sie sich in Gruppen an und lagern sich in mehreren Exemplaren in einer Reihe längs dem Gang eines Nervenstämmchens.

Ehe ich die Beschreibung der eingekapselten Nervenknäuel beendige, wollte ich einige Worte über ein Präparat hinzufügen. Auf diesem Präparat sehen wir einen Teil des Blutgefäßes mit seinem Adventitianervengeflecht. Wir sehen ebenfalls einen sehr dichten ein-

gekapselten Nervenknäuel und eine zu ihm hinzutretende Nervenfaser. Wenn wir diese Faser vom Knäuel aus verfolgen, so können wir sehen, daß sie zum Gefäß hinzutritt, sogleich ihre Richtung verändert, indem sie dieselbe mit der Richtung des Blutgefäßes übereinstimmen läßt und sich mit den Nervenfasern vermischt, die das erwähnte Adventitianervengeflecht bilden. Man erhält den Eindruck als ob sie von diesen Fasern abstammt, obgleich ich auf letzterem nicht bestehe.

3. Uneingekapselte Apparate.

a. Netzförmige Endapparate (Textfig. 7). Die sich vom allgemeinen endocardialen Nervennetz ablösenden markhaltigen Nervenfasern endigen zuweilen mit solchen netzförmigen Endapparaten. Nervenapparate, die solch eine Form besitzen, kann man öfters im Endocardium der Ventrikel, als im Vorhofsendocardium antreffen. Sie bilden umfangreiche Netze, die zuweilen das ganze Gesichtsfeld des Mikroskops einnehmen, das doch so bedeutend ist, bei der Anwendung von Oc. 2 und Objekt. 3 von Leitz.

Diese netzförmigen Apparate werden gewöhnlich so gebildet, daß die entsprechende markhaltige Nervenfaser auf ihrem Wege Collaterale abzweigt und sich selbst dichotomisch teilt, wobei entweder die ersteren oder die Zweige, die durch die angegebene Teilung entstanden sind, den Endapparat bilden.

Der Achsencylinder verliert sein Mark und fängt an, nachdem er eine kürzere oder längere Strecke durchgegangen ist, sich intensiv zu verzweigen. Die Zweige, die durch diese Teilung entstanden sind, teilen sich ebenfalls di- und trichotomisch, wobei sich dieser Prozeß viele Mal wiederholt. Durch diese intensive Teilung zerfällt der Achsencylinder auf eine bedeutende Anzahl von feinsten Fäden, die einen varikösen Charakter tragen. Diese varikösen Fäden und Zweige anastomosieren miteinander, verwickeln sich, kreuzen miteinander und bilden somit einen Endapparat in Form eines Nervennetzes.

Für die besprochenen Apparate erscheint ihre Lagerung fast in einer Fläche charakteristisch, wodurch sie als netzförmige Endplatten erscheinen, zuweilen jedoch können verschiedene Teile einer solchen Platte in verschiedenen Flächen liegen, wodurch natürlich das allgemeine Aussehen dieser Apparate komplizierter wird.

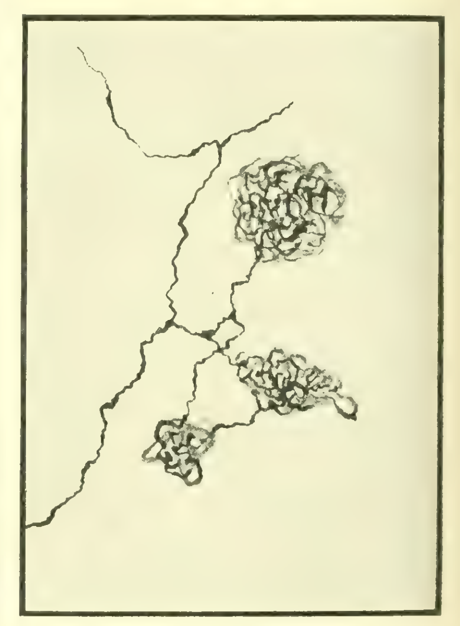
Die Form der netzförmigen Apparate kann verschieden sein, was teilweise von der eigentlichen Struktur des Apparates abhängt, teilweise durch die Struktur der benachbarten, den entsprechenden Apparat umringenden Gewebselementen bedingt wird.

Zuweilen können sich einzelne von diesen netzförmigen Endapparaten durch Nervenfasern verbinden, was z. B. auf Textfig. 7 zu sehen ist.

b. Uneingekapselte Nervenknäuel. Diese sensiblen Endapparate gleichen in vielen Beziehungen den eingekapselten Nervenknäueln. Sie haben gewöhnlich ein unordentliches, zerstreutes und lockeres Aussehen, was nach meiner Meinung, durch die Abwesenheit einer Kapsel erklärt wird, die die Nervenfäden und Nervenästchen zusammenhält und sie einigermaßen in einen Haufen ansammelt.

Textfig. 7.

Netzförmiger Endapparat. Endocard des Pferdes. LEITZ Oc. 5, Obj. 3. Methylenblaufärbung.



Textfig. 8.

Gruppe nicht inkapsulierter Nervenknäuelchen. Endocard des Pferdes. LEITZ Oc. 2, Obj. 3. Methylenblaufärbung.

Durch die soeben angegebenen Ursachen erscheint auch die Form der uneingekapselten Nervenknäuel in der Mehrzahl der Fälle viel komplizierter und mannigfaltiger, als die Form der eingekapselten

Nervenknäuel. Die Form der Endapparate wird noch dadurch komplizierter und verwickelter, daß die Nervenfäden und -zweige, durch die sie gebildet werden, keine glatten, regelmäßigen Konturen haben, sondern längs ihrem Gange Verdickungen und Varikositäten verschiedener Größe erhalten, von runder, spindelförmiger oder unregelmäßiger Form.

Die uneingekapselten Nervenknäuel stehen, gleich den eingekapselten, ebenfalls in Verbindung, bald mit einer, bald mit mehreren markhaltigen Nervenfasern, es gelingt ebenfalls sehr oft ihre Verbindung mit marklosen, varikösen Nervenfasern zu beobachten. Die uneingekapselten Nervenknäuel lagern sich sehr oft in Gruppen, obgleich man sie auch einzeln liegend im Bindegewebe des Endocardiums wie der Vorhöfe, so auch der Ventrikeln beobachten kann.

c. **Baumförmige Nervenendapparate.** Diese Form von sensiblen Endapparaten erscheint als einzige, schon früher von andern Autoren im Endocardium beschriebene (A. Smirnow, V. Schmidt, A. Dogiel). Ich beobachtete sie ebenfalls vielfach im Endocardium der Vorhöfe und Ventrikel, wobei ich es für notwendig halte zu bemerken, daß ich mich mit ihrer Beschreibung garnicht aufhalten werde, infolge des oben genannten Umstandes.

Ich wollte nur die Aufmerksamkeit auf die Fig. 4 und 5 der Arbeit A. Smirnows lenken, auf denen die baumförmigen Nervenendigungen aus dem Vorhofsendocardium des Hundes abgebildet sind. A. Smirnow meint, daß sie zwei verschiedene Typen von Nervenendapparaten vorstellen. Er weist darauf hin, daß auf Fig. 4 die Varikositäten der Fäden und ihre Endverdickungen eine geringere Größe und andre Form haben als auf Fig. 5, wo die Varikositäten der Endfäden dicker sind, ihre Seitenzweige kürzer, ihre Endverdickungen die Form von Blättern haben und das ganze Gebilde überhaupt mehr konzentriert und an einer Stelle angehäuft erscheint.

Ich habe eine große Anzahl von baumförmigen Nervenendapparaten untersucht und konnte mich überzeugen, daß, sowohl die Varikositäten, als auch die Endverdickungen der Nervenfäden und Endzweige, die diese Apparate bilden, beständig die variabelste Größe und Form haben. Auf ein und demselben Apparat trifft man sehr große, grobe Varikositäten wie sehr kleine Exemplare an, ebenso wie die Endverdickungen bald kleine und mehr oder weniger regelmäßige Konturen besitzen (runde, ovale, in Form von Knöpfen), bald in Form von Blättern anzutreffen sind und als unregelmäßige Gebilde erscheinen. Somit sehen wir, daß die Einteilung der baumförmigen Endapparate

nach A. Smirnow auf die zwei von ihm angegebenen Typen keine Kritik aushält und den beobachteten Tatsachen nicht entspricht.

Mir scheint es richtiger, das Präparat, das von A. Smirnow auf Fig. 4 abgebildet ist, als ein solches anzusehen, auf dem eine unvollständige, ungenügende Färbung der Nerven mit Methylenblau erhalten ist, da gerade in diesen Fällen solche zu feinen Bilder entstehen.

Ehe ich diese Arbeit über die Nerven des Endocardiums beende, halte ich es für nötig in einigen Worten die von meinen Präparaten zu berühren. Auf solchen Präparaten sehen wir eine markhaltige Nervenfaser, deren Achsencylinder sich bald dichotomisch teilt. Einer von den Zweigen, der durch diese Teilung entstanden ist, durchzieht, ohne sich zu teilen, eine gewisse Strecke und fängt sodann an, sich gleich dem andern Zweige intensiv zu verzweigen. Diese Verzweigung wiederholt sich viele Mal auf verhältnismäßig kurzer Strecke, wodurch der Achsencylinder auf eine große Anzahl von feinsten Nervenfäden zerfällt (vielleicht primärer Neurofibrillen), die auf einer großen oder kleineren Fläche angehäuft erscheinen. Die auf solch eine Weise entstandenen Endfäden und Endzweige kreuzen und verwickeln sich nur selten miteinander, gewöhnlich verbinden sie sich mit einander, anastomosieren, d. h. verwachsen organisch miteinander, indem sie ein Endnetz bilden. Die Schlingen dieses Netzes haben eine ziemlich unregelmäßige Form, ihre Größe erscheint ebenfalls sehr variabel. Die besprochenen Nervenendnetze erscheinen sehr fein und dünn ihrer Struktur nach und färben sich intensiv mit Methylenblau, indem sie vollkommen deutlich mit dem Ton des allgemeinen endocardialen Nervennetzes hervortreten.

Es ist zu bemerken, daß die beschriebenen Endnetze in der oberflächlichen Bindegewebsschicht des Endocardiums gelagert sind und daß von jedem von ihnen sich variköse Nervenfäden (*a*) abzweigen, die in Verbindung mit gleichen Netzen treten, welche in andern Stellen des Endocardiums gelagert sind.

Die letztere Tatsache erscheint sehr interessant und verdient bei weiteren Untersuchungen besondere Beachtung.

Wie es schon früher bemerkt ist, gibt es im Endocardium der Vorhöfe und Ventrikeln eine große Anzahl gleicher Nervenendnetze, wobei jedes von ihnen durch die Verzweigungen des Achsencylinders der markhaltigen Nervenfaser gebildet wird. Natürlich können einige von diesen Fasern eine gemeinsame Abstammung haben, d. h. sie können als Zweige, die durch die Teilung einer Nervenfaser entstanden sind,

erscheinen, man kann sich jedoch schwer vorstellen, daß alle Fasern, die solche Nervenendnetze bilden, einen gemeinsamen Anfang haben.

Wenn wir uns jedoch vorstellen, daß sie von mehreren Nervenfasern stammen und wenn wir die Anwesenheit von Verbindungen zwischen einzelnen Netzen in Betracht ziehen, so kommen wir mit logischer Notwendigkeit zu folgenden zwei Vermutungen: 1) entweder stellen die Nervenendnetze Verbindungsstellen einzelner markhaltiger Nervenfasern vor, die verschiedenen Ursprung haben oder 2) bilden alle diese Nervenendnetze nicht ein Ganzes, sondern es verbinden sich miteinander nur die von ihnen, die aus einer Nervenfaser entstehen, mit den Netzen jedoch, die aus einer andern Faser stammen, verbinden sich die Netze des ersten Systems nicht. Welche von diesen beiden Vermutungen, die ein großes Interesse für die Neuronentheorie haben, mehr der Wirklichkeit entspricht, müssen die weiteren Untersuchungen zeigen, ich beschränke mich jetzt nur auf die Erwähnung dieser Tatsache.

Also sehen wir, daß das Endocardium reich mit Nerven und sensiblen Nervenapparaten versehen ist (das letztere ist natürlich, von großer Bedeutung) und es scheint mir darum ungemein sonderbar, daß in der Intima der Blutgefäße bis jetzt weder Nerven noch Nervenendigungen entdeckt wurden (s. meine Arbeit: »Zur Frage über die Innervation der Blutgefäße«. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. LXXII). Ich persönlich hatte bis jetzt ungenügend Zeit zur Verfügung, um mich mit der Aufklärung dieser Frage zu beschäftigen, aber ich denke, daß es zweifellos auch in der inneren Scheide der Blutgefäße in bedeutender Zahl Nerven mit Endapparaten gibt. Ich hoffe, daß die weiteren Untersuchungen diesen meinen Gedanken bestätigen werden.

VII. Die Nerven der Blutgefäße des Herzens.

Zur Beschreibung der Nervengeflechte der Herzblutgefäße übergehend, muß ich zu allererst sagen, daß an ihrer Bildung ausschließlich marklose Nervenfasern Anteil nehmen und wenn in den die großen Herzblutgefäße begleitenden Nervenstämmen mitunter auch markhaltige Fasern vorkommen, so haben sie eine völlig andere Beziehung zum Gefäß, indem sie in seiner Adventitia mit baumartigen sensiblen Apparaten enden. Die Nerven der kranzartigen Gefäße des Herzens sind bis jetzt noch wenig erforscht von der morphologischen Seite, obgleich, wie bekannt, über die Frage über die vasomotorischen Nerven des Herzens schon eine große physiologische Literatur vorhanden ist.

1. Die Nervengeflechte der Herzgefäße.

Wie sonderbar es auch ist, wir finden die ersten, mehr oder weniger ausführlichen und speziellen Data über die Nervengeflechte der Herzblutgefäße nur in den Arbeiten der neunziger Jahre des vorigen Jahrhunderts.

Heymans und Demoor (10) beachteten zuerst ernsthaft die die Herzblutgefäße umflechtenden Nervengeflechte, wobei sie die Gefäßgeflechte und die Geflechte, die dem Myocardium eigentlich gehören, für ein und dasselbe System von Nervenfasern halten. Diese Autoren, wie schon oben angegeben war, arbeiteten nach der Methode Golgi. Sie teilten mit, daß die erwähnten Nervengeflechte in der äußeren Scheide der Blutgefäße lagern, wobei von diesem Geflecht sich Fasern abzweigen, welche weiter in die mittlere Muskelscheide der Herzgefäße dringen und hier an glatten Muskelfasern enden. Außerdem bemerkten Heymans und Demoor, daß es ihnen niemals gut gelang die Innervation der Blutcapillaren des Myocardiums zu sehen.

Schmidt (60) kam fast zu denselben Resultaten wie die vorhergehenden Autoren. Nach Schmidt bilden die Nervenfasern um die Gefäße ein Netz in ihrer äußeren und Muskelscheide, wobei die Nerven der Herzgefäße ein gesondertes System bilden, welches nicht in Verbindung mit den Nervenstämmen des Myocardiums steht.

Ich untersuchte die Innervation der Herzblutgefäße des Pferdes, Hundes, der Katze und des Kaninchens, wobei ich bei allen diesen Tieren in Beziehung der Nervengeflechte ein und dieselben Resultate bekam.

Im Herzen, wie auch in andern Organen wird auch der fortschreitenden Verkleinerung der Größe der Blutgefäße entsprechend auch der Umfang der sie begleitenden Nervenstämme immer kleiner und kleiner, bis daß wir an den Blutkapillaren nur ein oder zwei Nervenfädchen sehen, welche parallel dem Verlaufe der gegebenen Capillare gehen, sie auf ihrem ganzen Wege begleitend. In dem Maße wie sich die Capillaren verzweigen, verzweigen sich auch die sie begleitenden Nervenfäden.

Was jetzt die Beziehung dieser Nervenfäden zur Capillarwand anbetrifft, so sah ich nie auf meinen Präparaten eine nähere Verbindung zwischen ihnen als die eben beschriebene, die Innervation aber der größeren Gefäße erscheint bedeutend komplizierter.

Von den Nervenstämmen, die aus dem Grundgeflecht stammen und diese Gefäße begleiten, gehen Seitenäste, die sich weiter wiederholt

teilend, an je einem Gefäß sich nach allen möglichen Richtungen zerstreuen. Allein unter diesen Richtungen prävaliert deutlich zweifellos diejenige, welche mit der Längsachse des Gefäßes übereinstimmt. Die Fasern teilen sich reich nach dieser Richtung gehend, anastomosieren und verflechten sich miteinander, wodurch ein Nervengeflecht gebildet wird. Dieses Geflecht liegt in der Adventitia des Gefäßes und seine Schlingen erscheinen stark in die Länge gezogen (s. Fig. 31). Teils bilden sie von diesem Adventitiageflecht sich abzweigende Fasern, teils aber solche marklose Nervenfasern, welche in die Arterienwand aus den zutretenden und sie begleitenden Nervenstämmchen dringen (aus den perivasculären Nervenstämmchen) ein zweites Nervengeflecht der Herzblutgefäße — Arteriengrenznervengeflecht. Dieses Geflecht stellt ein mehr geschlossenes Nervennetzchen, als das Adventitiageflecht vor, da vom selben sich bedeutend seltener Ästchen abzweigen, die zur Bildung andrer Arteriennervengeflechte gehen, als vom vorhergehendem Geflecht. Das Grenznervengeflecht (Fig. 34) besteht aus kleineren Schlingen, als wir es in Beziehung zum Adventitiageflecht gesehen haben und darum erscheint es selbst als Ganzes bedeutend dichter und fester als das vorhergehende Geflecht. Ein gleiches Grenzgeflecht oder Netz tritt auf vielen meiner Präparate mit erstaunlicher Klarheit und Deutlichkeit hervor und auf solchen Präparaten ist es möglich zu sehen, daß dasselbe in der Grenzfläche zwischen der Adventitia und der Muskelscheide des Gefäßes lagert. Solch ein Grenzgeflecht der Arterien wurde zuerst von mir in den Gefäßen andrer Organe beschrieben, wo es eben so ein Aussehen, wie auch im Herzen hat (s. meine Arbeit: Zur Frage über die Innervation der Blutgefäße. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXXII).

Wie ich schon erwähnte, geht vom Grenznervengeflecht der Arterien nur eine sehr unbedeutende Zahl von Nervenfasern ab. Diese letzteren begeben sich in die Muskelschicht und nehmen an der Bildung des hier lagernden Nervengeflechts Anteil. In die Muskelschicht der Arterien dringen außerdem in großer Zahl die vom Adventitiageflecht sich abzweigenden Ästchen und auch solche, welche unmittelbar aus denjenigen Nervenstämmen kommen, welche zu den Blutgefäßen gehen und dieselben auf ihrem ganzen Wege begleiten. Alle diese Ästchen und Fäserchen teilen sich reich in der Muskelschicht, verflechten und verwickeln sich untereinander, einzelne von ihnen verbinden sich miteinander, wobei auch das Muskelgeflecht der Blutgefäße gebildet wird. Es lagert in den bindegewebigen Zwischenschichten zwischen den Muskelfasern. Mitunter gelingt zu beobachten, wie vom be-

schriebenen Muskelnervengeflecht einzelne Fäserchen gehen, die mit knopfartigen Verdickungen an den Muskelzellen enden. Allein in solchen Fällen erweist sich das Muskelnervengeflecht selbst bedeutend lockerer und spärlicher; je dichter und fester aber dieses Geflecht selbst auf den Präparaten erscheint, d. h. eine je vollere vollständigere Färbung der Nervenelemente mit Methylenblau man bekommt, desto kleiner erweist sich die Quantität dieser freien knopfartigen Endungen auf den Muskelzellen der Gefäße und desto mehr und mehr verändert sich das beschriebene Geflecht in ein fast geschwollenes Endnetz.

Es wird als genügend bestätigt angenommen, daß die vasomotorischen Nervenfasern in die Herzwand von außen dringen. Allein die Frage betreffs ihres Ursprunges und ihres Verlaufes zum Herzen im Bestande dieser oder jener Nervenstämme muß bis jetzt noch als offen betrachtet werden, da die Daten der in dieser Richtung arbeitenden Autoren noch zu verschieden und teils auch widersprechend sind. Die älteren Autoren schrieben, wie bekannt, dem Vagus vasomotorische Wirkung aufs Herz zu. [Brown-Séquard (8), Panum (118), A. Meyer (119), Newell Martin (120), Parter (121) u. a.], allein die letzten Untersuchungen von J. Dogiel und Archangelsky (122) schreiben in dieser Beziehung eine große Bedeutung den sympathischen zum Herzen gehenden Nerven zu. Zu denselben Resultaten kam auch Maass (123), der viel an der Aufklärung der Frage über die vasomotorischen Herznerven gearbeitet hat; aber, wenn die Resultate der drei letzten Autoren auch auf eine große Bedeutung der sympathischen Nerven für die Innervation der Herzblutgefäße hinweisen. (alle zitierten Arbeiten sind physiologische), so ist in ihren Angaben offener Widerspruch vorhanden, da, während Maass angibt, daß die Nervenfasern, die ins Herz mit den sympathischen Nerven kommen, als Fasern anzusehen sind, die die Blutgefäße der Herzwand verbreiten, d. h. als Vasodilatatoren, teilen J. Dogiel und Archangelsky mit, daß die angeführten Fasern als Vasokonstriktoren erscheinen, d. h. als Fasern, die die Blutgefäße der Herzwand zusammendrücken.

Es scheint mir, daß die Frage darüber, im Bestande welcher Nervenstämme die Nervenfasern zum Herzen kommen, in die Wand desselben treten und nachher seine Blutgefäße innervieren, mehr als eine morphologische als eine physiologische Frage erscheint. Um an die Lösung derselben zu treten müssen wir zu denjenigen Experimenten zurückkehren, in welchen der zweiseitige Durchschnitt des Vagus und der nachbarlichen Nervenstämme im Halsgebiet beim Hunde (s. oben, Kapitel über die Nerven des Myocardiums) gemacht wurde. Aus diesen Ex-

perimenten wurde es klar, daß nach der erwähnten Operation die Nervengeflechte der Herzblutgefäße keine Entartung erfahren und bei der Färbung der Herzen bei vagotomierten Hunden mit Methylenblau der Färbung derselben voll herauskommt, was nicht passieren könnte, wenn sie degeneriert wären [die beigefügten Abbildungen der Nervengeflechte der Herzblutgefäße (Fig. 31 und 34) sind eben nach solchen Präparaten gemacht]. Aus diesen Tatsachen folgt, daß 1) die Nervengeflechte der Blutgefäße der Herzwand, welche Endgebilde wie der vasokonstriktorischen so auch der vasodilatorischen Nervenfasern vorstellen, nicht in gerader Verbindung mit den Fasern stehen, die zum Herzen im Bestande des Nervus vagus, depressors oder des sympathischen Halsnervs gehen, sondern daß 2) sie von den Endverzweigungen der Nervenfasern gebildet werden, die ins Herz durch jene sympathischen Wege kommen, die von mir in der Arbeit über die Leitungsbahnen des sympathischen Nervensystems aufgeklärt sind (Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. CXXVIII), d. h. sie gehen aus dem Rückenmark durch die Wurzeln des siebenten Hals-, ersten und zweiten Brustnerven und durch die entsprechenden Rami communicantes in das Ganglion stellatum, gehen durch dieses hindurch, laufen über die dorsalen und ventralen Äste der Ansae Vieussenii bis zum Ganglion cervicale inferius und gehen durch diesen Knoten, wonach sie sich ins Herz begeben.

2. Die sensiblen Endapparate der Blutgefäße des Herzens.

Ich erwähnte schon früher, daß zu den Blutgefäßen des Herzens zusammen mit marklosen Nervenfasern in größerer oder kleinerer Anzahl auch markhaltige Fasern ziehen. Sie nehmen, wie es scheint, keinen Anteil an der Bildung der beschriebenen Nervengeflechte, sondern enden mit besonderen sensiblen nervösen Apparaten in der äußeren Gefäßhaut und höchst wahrscheinlich auch in andern Schichten der erwähnten Blutgefäße. An mit Methylenblau gefärbten Präparaten konnte ich zwei Formen solcher Endigungen sehen: a. baumförmige Endigungen und b. schlingenförmige Endigungen.

ad a. Baumförmige nervöse Endapparate in der Adventitia der Coronargefäße des Herzens beobachtete zuerst A. Dogiel (12). Er zeigte, daß solch nervöse Apparate sich in der genannten Gefäßhautschicht gleich oberhalb der Muskelhaut in recht beträchtlicher Anzahl finden und wahrscheinlich durch Verzweigungen der Achsencylinder markhaltiger Nervenfasern gebildet werden, wenngleich er tatsächlich dies auch nicht beobachten konnte.

Ich muß die Richtigkeit dieser Annahme A. Dogiels bestätigen, denn ich sah an meinen Präparaten oft, daß diese oder jene markhaltige Nervenfaser, nachdem sie eine größere oder kleinere Strecke als Bestandteil eines perivasculären Nervenstammes zurückgelegt hatte, ihre Markhülle verlor und sich wiederholt teilte (Fig. 33). Die durch diese Teilung entstandenen Ästchen zogen weiter nach verschiedenen Richtungen, drangen in die Wand des Gefäßes ein und endeten in dessen Adventitia mit typischen baumförmigen Endapparaten.

ad b. Ein etwas andres Bild bieten die von mir in der Coronargefäßwandung gefundenen schlingenförmigen Endapparate. Sie werden ebenfalls durch Endverzweigungen der Achsencylinder markhaltiger Nervenfasern gebildet, die vordem in perivasculären Nervenstämmen verlaufen. Nachdem sie weiterhin ihre Markscheide verlieren, dringen sie in die Adventitia der Gefäßwand ein und beginnen sich reichlich zu verzweigen. Die aus dieser Verzweigung hervorgehenden Ästchen fügen sich weiter zu Bündeln zusammen und schlängeln sich auf einem umschriebenen und nicht großen Bezirk. Einzelne dieser Nervenfaserbündel anastomosieren miteinander, durchflechten und durchwühlen sich untereinander, infolgedessen eben eine große Anzahl von Schlingen entsteht, die sich zu einem ganzen — einem schlingenförmigen — Nervenapparat zusammenfügen (s. Fig. 30). Die Fäserchen, welche diese Bündel zusammensetzen, bilden mitunter innerhalb dieser letzteren Netzchen, wie man das an dem, auf Fig. 30 abgebildeten Präparate sehen kann.

Die eben beschriebenen schlingenförmigen Apparate der Coronargefäße des Herzens erscheinen den von mir beschriebenen schlingen- oder maschenförmigen Apparaten gleich, die ich im visceralen Pericardblatte gefunden habe. Ich bin der Meinung, daß sowohl jene als auch diese Endapparate zu dem gleichen Typus gehören.

St. Petersburg, im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1. E. Abderhalden, Zeitschrift f. physiol. Chemie. Bd. XXV.
2. C. Arnstein, Über die Fortsätze der Nervenzellen in den Herzganglien. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXIX. 1887.
— Die Nerven der behaarten Haut. Sitzungsberichte d. kgl. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. LXXIV. 1876.
— Anatomischer Anzeiger. Bd. II.

3. Aronson, Beiträge zur Kenntnis der centralen und peripheren Nervenendigungen. Inaug.-Dissertation. 1886.
4. Behrends, Dissertatio qua demonstratur cor nervis carere. 1792.
5. Henry J. Berkley, On complex Nerve Terminations and Ganglion Cells in the muscular Tissue of the Heart Ventricle. Anatomischer Anzeiger. Bd. IX.
6. Biedermann, Sitzungsberichte d. math.-naturwiss. Kl. d. kgl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXXIX. 3. Abteil. 1884.
7. Brandenburg, Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XCV.
8. Brown Seguard, Comptes rendus de la societé de Biologie. 1849. Experimental Researches applied to Physiology and Pathology. New-York. 1853.
— Gaz. méd. de Paris. 1854.
— Cours of Lectures on the Physiology. 1860.
9. Cloetta, Verhandl. d. phys. med. Ges. zu Würzburg. III. 1852.
10. Demoor et Heymans, Étude sur l'innervation du cœur des vertébrès à l'aide de la méthode de Golgi. Arch. de biol. T. III. 1893—1894.
11. Dew-Smith and Foster, From the Royal Society. No. 160. 1875.
— Journal of anat. and physiol. 1876.
12. A. S. Dogiel, Zur Frage über den feineren Bau der Herzganglien des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. mikrok. Anat. Bd. LIII. 1898.
— Die sensiblen Nervenendigungen in Herzen und in den Blutgefäßen der Säugetiere. Arch. f. mikrok. Anat. Bd. LII. 1898.
— Die Technik der Methylenblaufärbung des Nervensystems. Petersburg. 1902.
— Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XLV. 1891.
— Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XLI. 1893.
— Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XLIV. 1895.
— Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. LIX. 1901 u. Bd. LXVIII. 1906.
— Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
— Der Bau der Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere. Jena. 1908.
13. Joh. Dogiel, Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XIV. 1877.
— Ganglienzellen des Herzens bei verschiedenen Tieren und beim Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIV.
— Die vergleichende Anatomie, Physiologie und Pharmakologie des Herzens. Kazan. 1895.
— Zur Lehre über das Nervensystem des Herzens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
— Arch. für die gesamte Physiologie. 1906.
— Arch. für die gesamte Physiologie. 1907.
14. Eisenlohr, Über die Nerven- und Ganglienzellen des menschlichen Herzens. Inaug.-Dissert. München. 1886.
15. Engelmann, Arch. für die gesamte Physiologie. 1875.
— Arch. für die gesamte Physiologie. 1882.
16. Fallepia, Observationes anatomicae. 1561.
17. Fischer, Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. XIII. 1877.
18. Foster, siehe Dew-Smith.
— Pflügers Arch. Bd. V. 1872.

19. Gaskell, Journal of Physiology. Vol. IV. No. 2.
20. L. Gerlach, Über die Nervenendigungen in der Muskulatur.
21. J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. III. Abt. 2. 1. Lieferung. 1871.
22. Heymans, siehe Demoor.
23. W. His jun., Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XVIII.
24. Iwanowsky, Zur pathologischen Anatomie des Typhus exanthematicus. Rudneffs Arch. 1876.
25. P. Jacques, Contribution à l'étude des nerfs du cœur. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. 1894.
— Recherches sur les nerfs du cœur chez la grenouille et les mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie norm. et path. T. XXX. 1896.
— L'état actuel de nos connaissances sur l'innervation du cœur. Arch. de Physiol. T. VIII. 1896.
— Traité d'anatomie humaine publiée sur la direction de Paul Poirier. 1895.
— L'innervation ganglionaire du cœur des mammifères. Congr. intern. de méd. Moscou, 7.—14. août. V. II. 1879, siehe Schurable.
26. Kazem-Beck, Zur Kenntnis der Herznerven. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVII. 1885.
— Über das Vorkommen von Ganglien und einzelnen Nervenzellen auf den Herzventrikeln des Menschen, der Säugetiere und der Vögel. Centralblatt f. d. med. Wissensch. Nr. 42. 1887.
27. Klug, Arch. f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1881.
28. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Verschied. Auflagen.
— Sitzungsber. der med. Gesellsch. zu Würzburg. 1866.
29. Koplewsky, Über die Veränderungen der Nervenknoten des Herzens bei einigen patholog. Prozessen im Herzmuskel. Dissert. Petersburg. 1881.
30. W. Krause, Die Anatomie des Kaninchens. 1868.
— Zeitschr für ration. Med. Bd. V. 1858.
— Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. 1876.
— Göttinger Nachrichten. 1866.
— Zeitschr. für ration. Med. Bd. XXVIII. 1866.
— Allgemeine und mikrosk. Anatomie. 1876.
— Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIX. 1881.
31. Krehl u. Romberg, Über die Bedeutung des Herzmuskels und der Herzganglien für die Herztätigkeit. Arch. f. experimentelle. Pathologie u. Pharmakologie. 1892.
32. Kulesch, Zur pathologischen Anatomie der intracardialen Nervenknoten. Botkins Zeitung. 1901. (Russisch.)
33. Kuliabko, Studien über die Wiederbelebung des Herzens. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XC.
— Pflügers Archiv. Bd. XCVII.
— Neue Versuche über die Wiederbelebung des Herzens.
— Centralblatt für Physiologie. Bd. XVI.
— Centralblatt für Physiologie. Bd. XV.

34. Langerhans, Arch. f. path. Anatomie. LXIII. 1873.
35. N. Lawdowsky, siehe C. Arnstein.
36. R. Lee, Philos. Transact. of the Royal soc. of London. 1878. Part I.
37. F. S. Locke, Centralblatt für Physiologie. Bd. XIV.
38. Luchsinger, Arch. für die ges. Physiologie. 1881.
39. M. Michailow, Zur Frage über die Hypertrophie des Herzens. Arbeiten der Gesellsch. der russisch. Ärzte. 1898—1899.
40. F. E. Noc, Etude anatomique des ganglions nerveux du cœur chez le chien. . . Thèse. Bordeaux. 1899.
41. Ott, Prager med. Wochenschrift. 1887.
42. S. Ramon y Cajal, Terminaciones nerviosas en el corazón de los mammiferos. Gaceta sanitaria de Barzelona. 1891.
Trabajos del laboratorio de investigaciones biológicas de la universidad de Madrid. Tomo IX. 1905.
— Las espinas colaterales de las células del cerebro tenidas por el azul de metileno. Rev. trimestr. micrògr. Vol. I.
43. Ranvier, Leçons d'anatomie générale. 1880.
— Traité technique d'histologie. Paris. 1889.
44. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. I.
45. Remak, Neurologische Untersuchungen. Müllers Arch. 1844.
46. Retzius, Zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen. Biol. Neue Folge. III.
— Biol. Untersuchungen. N. F. Bd. I. 1890.
— Biol. Untersuchungen. N. F. Bd. II. 1891.
— Biol. Untersuchungen. N. F. Bd. VII. 1895.
— Biol. Untersuchungen. N. F. Bd. VIII. 1898.
47. Romberg, siehe Krehl.
48. Rusch, Unters. über die Ernährung des isolierten Säugetierherzens nebst geschichtlichen Studien zur künstlichen Speise des Herzmuskels. Dissert. 1898.
— Pflügers Archiv. Bd. LXXIII.
49. Scarpa, Tabulae neurologicae ad illustrandum anatomiam cardiacorum nervorum, noni nervorum cerebri glosso-pharingaei ex octavo cerebri. 1794.
50. Schklarewsky, Über die Anordnung der Herzganglien bei Vögeln und Säugetieren. Göttinger Nachrichten. 1872.
51. Schwalbe, Jahresbericht der Anatomie. N. F. Bd. VI. Abt. III.
— Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. 1887.
52. Schwartz, Über die Lage der Ganglienzellen im Herzen der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII. 1898.
53. Schweigger-Seidel, Das Herz. Strikers Handb. d. Lehre v. d. Geweben. 1871.
54. Senac, Traité de la structure du cœur, de son action et de ses maladies. T. I. MDCCXLIX.
55. A. Smirnow, Über die sensiblen Nervenendigungen im Herzen bei Amphibien und Säugetieren. Anat. Anzeiger. Bd. X. 1895.
— Zur Frage von der Endigung der motorischen Nerven in Herzmuskeln der Wintertiere. Anat. Anzeig. Bd. XXXV. 1900.

A. Smirnow, Einige Bemerkungen über die Existenz von Ganglienzellen in den Herzventrikeln des Menschen und einiger Säugetiere. Sonderabdruck aus den Anatomischen Heften. Bd. XXVII. Heft 81. 1904.
— Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. 1893.
56. Sömmering, De corporis humani fabrica. T. V. 1880.
57. Toldt, Lehrbuch für Gewebelehre. 1888.
58. Vesalius, De corporis humani fabrica. Libri septum. 1534.
59. Vignal, Appareil ganglionnaire du coeur des vertébrés. Labor. d'histol. du Collége de France. Travaux de l'année. 1881.
— Arch. de Physiol. norm. et patholog. 1881.
60. W. Schmidt, Zur Frage über die Innervation des Herzens. Russisches Arch. für Pathologie. Bd. IV. 1897.
61. Huber, Four Lectures on the sympathetic system. The Journal of compar. Neurology. Vol. VII. 1897.
62. Winogradow, Die Veränderungen der Herzknoten. Wratsch. 1884. Nr. 37—40. (Russisch.)
63. Weinrich, Über die Nerven und Ganglienzellen im Säugetierherzen. Inaug.-Dissert. 1888.
64. Valedynsky, Zur Frage über die Nervenknoten im Herzventrikel einiger Säugetiere. Anat. Hefte. Bd. XXVII.
— Zur Frage über die Nervenknoten der Herzventrikel einiger Säugetiere. Inaug.-Dissert. Tomsk. 1908. (Russisch.)
65. S. E. Michailow, Zur Frage von der feineren Struktur der peripheren sympathischen Ganglien. Anat. Anzeiger. Bd. XXXIII. 1908.
— Zur Frage über den feineren Bau des intracardialen Nervensystems der Säugetiere. Intern. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. Bd. XXV.
— Das intracardiale Nervensystem des Frosches und die Methode von Ramon y Cajal. Intern. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. 1908.
— Mikroskopische Struktur der Ganglien des Plexus solaris und anderer Ganglien des Grenzstranges des N. sympathicus. Anat. Anz. 1908.
— Ein neuer Typus von eingekapselten, sensiblen Nervenendapparaten. Anat. Anzeiger. Bd. XXXI. 1907.
— Die Nerven des Endocardiums. Anat. Anz. Bd. XXXII.
— Die feinere Struktur der sympathischen Ganglien der Harnblase bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII.
— Die Neurofibrillen der sympathischen Ganglienzellen bei Säugetieren. Folia neuro-biologica. Bd. I. H. 5.
— Zur Frage über die Innervation der Blutgefäße. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII.
— Über die sensiblen Nervenendigungen in der Harnblase der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI. 1907.
— Arch. f. Veterinärwissenschaften. 1908. (Russisch.)
— Sitzungsberichte der Gesellsch. der russisch. Ärzte. Petersburg. 1907.
— Journal für Neuropathologie und Psychiatrie. 1908. (Russisch.)
— Neurologischer Anzeiger. Kazan. Bd. XV. H. 4. (Russisch.)
— Versuch einer systematischen Untersuchung der Leitungsbahnen des sympathischen Nervensystems. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXVIII. 1909.

S. E. MICHAILOW, Die Struktur der typischen Vater-PACINIschen Körperchen und ihre physiologische Bedeutung. Folia neurobiologica. Bd. II.
— Neurologischer Anzeiger. Kazan. Bd. XV. H. 3. (Russisch.)

66. JOUC, Des nerfs du cœur. Les questions de médicine neuro-psychique. Kiew. T. VIII. 1903. (Russisch.)

67. EIGER, Topographie des ganglions du cœur chez le cobaye, chez la souris blanche et chez l'homme. Compt. rend. de la Société scientifique de Varsovie. 1909.

68. CRUVEILHIER, Anat. descr. Neurologie, siehe Nr. 59.

69. WRISBERG, Observationes anat. et physiol. de nervis arterias venasque comitantibus. 1784.

70. WOOLDRIDGE, Über die Funktion der Kammernerven des Säugetierherzens. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.

71. LOMAKINA, The Journal of Physiology. Vol. XXIII. Suppl.
— Zeitschr. für Biologie. Bd. XXXIX. N. F. Bd. XXI. 1900.

72. SCHUMACHER, Zur Frage der Herzinnervation bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XXI.
— Anatomischer Anzeiger. 1902.
— Die Herznerven der Säugetiere und des Menschen. Sitzungsber. d. Kgl. Akad. der Wissensch. in Wien. 1902.

73. CYON, Les nerfs du coeur. Paris. 1905. Die Nerven des Herzens. Berlin. 1907.

74. MOLLARD, Les nerfs du cœur. Revue général d'histologie. 1908.

75. EHRLICH, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschr. 1886.

76. JOSEPH, Die vitale Methylenblau-Nervenfärbungsmethode bei Heteropoden. Anat. Anzeiger. 1888.

77. BUCHALOW, Sitzungsber. der Gesellschaft von Naturforscher. Kazan. Bd. X. 1889. (Russisch.)

78. KÜHN, Arch. für Anat. und Physiol. 1890.

79. KOROLKOW, Die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen. Anat. Anz. 1892.
— Über die Nervenendigungen in der Leber. Anat. Anzeiger. 1893.
— Sitzungsber. der Gesellsch. der Naturforsch. Petersburg. Bd. XXX. 1899.

80. S. MEYER, Die subcutane Methylenblauinjektion, ein Mittel zur Darstellung der Elemente des Centralnervensystems von Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI. 1895.

81. SCHREIBER, Biol. Centralblatt. Bd. XVI. 1897.

82. MAYER, Beiträge zur histolog. Technik. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. VI. 1889.

83. LENDORFF, Anatomische Hefte. Bd. XVII. 1901.

84. APATHY, Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie. Bd. IX. 1892.
— Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1897.

85. BETHE, Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XLIV, L, LI.
— Biol. Centralblatt. Bd. XV. 1895.
— Anatomischer Anzeiger. Bd. XII.
— Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie. Bd. XVII. 1900.

86. FREIDENFELD, Zoolog. Jahrbücher. Bd. IX. 1896.

87. Niemak, Anatomische Hefte. 1892.
88. Nussbaum, Biol. Centralblatt. Bd. XVI. 1897.
89. Pal, Bemerkungen zur Ehrlichschen Nervenfärbung. Med. Jahrb. Wien. 1887.
90. Lawdowsky, Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie. 1895.
— Mémoires d'académie impériale des sciences. Petersburg. 1889.
91. Ploschko, Über die Nervenendigungen im Larynx und Trachea der Säugetiere. Dissert. Kazan. 1896. (Russisch.)
92. Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas, nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Arch. f. mikr. Anat. 1895.
93. Leontowitsch, Internat. Monatsschr. für Anat .u. Physiol. 1901.
94. Huber, A contribution on the motor nerve-endings and on the nerve-endings in the muscle-spindles. The Journal of compar. Neurology. 1897.
— Lectures on the sympathetic nervous system. The Journal of compar. Neurol. Vol. VII.
— A contribution on the minute anatomy of the sympathetic ganglia of the different classes of Vertebrates. Journal of Morphology. 1900.
— Note on sensory nerve-endings in the extrinsic eye-muscles of the Rabbit Atypical motor-endings of Retzius. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
95. Renaut, Traité d'histologie pratique. 1899.
96. Ebner, Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1902.
97. Coleman, Nerve terminations in the heart of the Rabbit. New York med. Journal. 1895.
98. Leyden, Kurze kritische Bemerkungen über Herznerven. Deutsche med. Wochenschr. 1898.
99. Heidenhain, Anatomischer Anzeiger. Bd. XVI. 1899.
— Ergebnisse der Anatomie usw. 1899—1901.
— Anatomischer Anzeiger. 1901 u. 1902.
100. Legallois, siehe Nr. 105.
101. Traube, siehe Nr. 105.
102. Tscheschkow, Über die Vagotomie des Hundes. Dissert. Petersburg. 1902. (Russisch.)
103. Nicolaides, Centralblatt für Physiologie. 1900.
104. Ocana, Communication à l'Académie royale de Medic. de Madrid. 1901.
105. Bechterew, Funktionen des Gehirns. Petersburg. Bd. II. 1904. (Russisch.)
106. Kreidmann, Anat. Untersuch. über den N. depressor beim Menschen und Hunde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878.
107. Finkelstein, Arch. für Anat. und Physiol. 1880.
108. Bernhardt, Anatomische und physiologische Untersuchungen über den Nervus depressor bei der Katze. Dorpat. Dissert. 1868.
109. Bidder, Die Endigungsweise der Herzzweige des Nervus vagus beim Frosch. Arch. f. Anat. Physiol. und wissensch. Med. 1868.
110. Feist, Beiträge zur Kenntnis der vitalen Methylenblaufärbung des Nervengewebes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1890.
111. Hofmann, Arch. für Anat. und Physiol. 1902.
112. Nicolaew, Arch. für Anat. u. Physiol. 1893.
113. Rawitz, Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XVIII. 1880.

114. CREVATIN, Su di alcune particolari forme di terminazioni nervose nei musculi che muovone l'occhio. Bologna. 1901.
Su di alcune forme di terminazioni nervose nei musculi dell' occhio del dromedario. Rendic. Acad. sc. Istit. Bologna. Vol. VI. 1902.
115. KEITH, The auriculoventricular bundle. London. Hospit. Gaz. 1906.
— The auriculoventricular bundle of the human heart. Lancet. 1906.
— The muscular connections between the primary devisions of the human heart-Peculiar neuro-muscular node at the junction of superior vena cava and right auricle. — The arterial circle at the sino-auricular junction of the human heart. Proc. Anat. Soc. Great. Britain and Ireland. 1907. Journ. Anat. and Physiology. London. Vol. XLI.
— The Form and Nature of the Muscular Connections between the primary Divisions of the Vertebrate Heart. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XLI.
116. TAWARA, Das Reizleitungssystem des Säugetierherzens. Jena. 1906.
117. TOLDT, Lehrbuch für Gewebelehre. 1888.
118. PANUM, Schmidts Jahrbücher. 1858.
119. A. MEYER, Das Hemmungsnervensystem des Herzens. Berlin. 1869.
120. NEWEL-MARTIN, Observ. on the mean pressure and the characteres of the pulse-wave in the coronary arteries of the heart. The Journal of Physiology. Vol. III.
— Vasomotor Nerves of the Heart. Transact. of the med. and chir. Faculty of the State of Maryland. 1891.
121. PARTER, The vasomotor nerves of the heart. The Boston med. and surg. Journal. 1896.
122. ARCHANGELSKY, Arch. für die ges. Physiologie. 1906, 1907.
123. MAASS, Arch. für die ges. Physiologie. 1898, 1899.
124. SKWORZOW, Zur Frage über die Anatomie und Histologie des Herzens und Herzbeutels. Dissert. Petersburg. 1874. (Russisch.)
125 LENHOSSÉK, Arch. für mikr. Anatomie. Bd. LXIX. 1906.
126. LEVI, Monitore Zoologico Italiano. Anno XVII. 1906.
127. DAAE, Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XXXI. 1888.
128. JANTSCHITSCH, Zur Frage über die Anatomie des Herzbeutels. Journal für normale und patholog. Histologie. Bd. VIII. 1874. Petersburg. (Russ.)
129. IZQUIERDO, Beiträge zur Kenntnis der Endigung der sensiblen Nerven. 1879.
130. WALDEYER, Tageblatt der Breslauer Naturforscher-Versamml. 1874.
— Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XVII.
131. LONGWORTH, Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XI. 1875.
132. POLLE, Die Nervenverbreitung in den weiblichen Genitalien. 1865.
133. FINGER, Zeitschr. für ration. Med. 1866.
134. BENSE, Zeitschr. für ration. Med. 1868.
135. MERKEL, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. 1880.
136. TIMOFEEW, Über die Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen der Säugetiere und des Menschen. Dissert. Kazan. 1896 (Russisch.)
137. FREY, Histologie und Histochemie des Menschen. 1859.
138. LÜDDEN, Diese Zeitschrift. 1863.

139. Ciaccio, Memoire dell' Acad. delle Scienze del' Instituto di Bologna. S. III, I. IV. 1874.
— Archives ital. de Biologie. 1890.
140. Sachs, Arch. für Anatomie u. Physiologie. 1875.
141. Cataneo, Organes nerveux terminaux musculo-tendinaux etc. Arch. ital. de Biol. T. X, fasc. 3.
142. Iwanov, Über die Nervenendigungen in dem Bindegewebe der Säugetiere. Kazan. Dissert. 1893. (Russisch.)
143. Grünstein, Arch. für mikr. Anatomie. Bd. LV. 1900.
144. Ruffini, Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nello strato papillare e subpapillare della cute dell' uomo etc. Siena. 1898.
— Rivista di Patologia nervosa e mentale. Firenze. 1900.
— Periodico del Laboratorio di Anat. norm. della R. Universitá di Roma. 1896.
145. Lissauer, Über die Lage der Ganglienzellen des menschlichen Herzens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIV. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII–XXI.

Sämtliche Zeichnungen sind vom Autor mittelst des Leitzschen Zeichenoculars angefertigt worden.

Fig. 1. Gruppe inkapsulierter Nervenknäuelchen. Perikard. Pferd. Leitz. Oc. 2. Ob. 5.

Fig. 2. Zwei durch Anastomosen verbundene Nervenzellen. Pferdeherz. Leitz. Oc. 2. Ob. 6.

Fig. 3. Zwei guirlandenförmige Nervenendapparate. Pericard. Pferd. Leitz. Oc. 3. Ob. 1.

Fig. 4. Sympathische Zelle des II. Typus. Hundeherz. Leitz. Oc. 2. Ob. 7.

Fig. 5. Sympathische Zelle des II. Typus. Katzenherz. Leitz. Oc. 2. Ob. 7.

Fig. 6. Guirlandenförmiger Endapparat, der auch auf Fig. 3 abgebildet ist. Pericard. Pferd. Leitz. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 7. Netzförmiger Endapparat. Pericard. Hund. Leitz. Oc. 4. Ob. 3.

Fig. 8. Sympathische Zelle des II. Typus. Die Endigungen der Dendriten lagern sich an der Oberfläche der Muskelfasern. Pferdeherz. Leitz. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 9. Dasselbe wie auf Fig. 8.

Fig. 10. Gruppe baumförmiger Endapparate. Pericard. Kaninchen. Leitz. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 11. Nichtinkapsulierte Nervenknäuelchen. Pericard. Hund. Leitz. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 12. Sympathische Zelle vom I. Typus. Herz vom Pferd. Leitz. Oc. 3. Ob. 7.

Fig. 13. Scheiben- und keulenförmige Endigungen von Dendriten sympathischer Zellen des III. Typus. Pferdeherz. Leitz. Oc. 3. Ob. 7.

Fig. 14. Sympathische Zelle des III. Typus. Pferdeherz. Reichert. Oc. 2. Ob. 7a.

Fig. 15. Perizelluläres Netzchen. Hundeherz. LEITZ. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 16. Sympathische Zelle vom IV. Typus. Pferdeherz. LEITZ. Oc. 2. Ob. 4.

Fig. 17. Scheibenförmige Nervenendapparate. Vagotomierter Hund, getötet 22 Tage post operationem. Herz. LEITZ. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 18. Interkapsuläres Nervengeflecht. Meerschweinchenherz. LEITZ. Oc. 2. Ob. 1.

Fig. 19. Ein ganz kleines, aus rosettenförmigen Zellen bestehendes Ganglion. Pferdeherz. LEITZ. Oc. 2. Ob. 7.

Fig. 20. Scheibenförmige, entlang eines Blutgefäßes gelagerte Endapparate. Pferdeherz. LEITZ. Oc. 4. Ob. 6.

Fig. 21. Scheibenförmige, entlang eines Nervenstämmchens gelagerte Endapparate. Pferdeherz. LEITZ. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 22. Perikapsuläre Netzchen. Katzenherz. LEITZ. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 23. Sympathische Zelle des II. Typus. Pferdeherz. LEITZ. Oc. 2. Vel. In. $^1/_{12}$.

Fig. 24. Baumförmiger in der Hülle eines Nervenstämmchens liegender Endapparat. Herz eines vagotomierten Hundes, 2 Tage post operationem. LEITZ. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 25. Zwei inkapsulierte Nervenknäuelchen. Epicard vom Pferde. LEITZ. Oc. 4. Ob. 3.

Fig. 26. Nervenendapparate, gelagert auf den Herzmuskelfasern vom Hunde (s. Fig. 32). LEITZ. Oc. 3. Vel. Im. $^1/_{12}$.

Fig. 27. Inkapsulierte Nervenknäuelchen. Epicard vom Pferde. LEITZ. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 28. Knopfförmige Endapparate, liegend auf den Herzmuskelfasern eines vagotomierten Hundes; 22 Tage post operationem. LEITZ. Oc. 2. Ob. 4.

Fig. 29. Schlingenförmiger Endapparat. Epicard vom Pferde. LEITZ. Oc. 2. Ob. 7.

Fig. 30. Schlingenförmiger in der Adventitia eines Blutgefäßes vom Herzen des Hundes liegender Endapparat. LEITZ. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 31. Adventitielles Nervengeflecht. Herz eines vagotomierten Hundes; 22 Tage post operationem. LEITZ. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 32. Auf den Herzmuskeln liegende Nervenapparate. Hund. (Das gleiche Präparat s. Fig. 26.) LEITZ. Oc. 2. Ob. 4.

Fig. 33. Baumförmige, in der Adventitia eines Blutgefäßes vom Herzen des Pferdes gelagerte Endapparate. LEITZ. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 34. Grenznervengeflecht. Herz eines vagotomierten Hundes; 22 Tage post operationem. LEITZ. Oc. 2. Ob. 3.

Fig. 35. Gruppe scheibenförmiger Endapparate. Epicard vom Pferde. LEITZ. Oc. 4. Ob. 6.

Fig. 36. Knopfförmige auf den Herzmuskelfasern eines vagotomierten Hundes liegende Endapparate; 22 Tage post operationem. LEITZ. Oc. 2. Ob. 4.

Fig. 37. Bindegewebszellen. Pferde- und Katzenherz. LEITZ. Oc. 4. Ob. 7.

Fig. 38. Nervenendnetzchen und scheibenförmige Nervenapparate. Epicard vom vagotomierten Hunde; 22 Tage post operationem. LEITZ. Oc. 3. Ob. 3.

Fig. 39. Myocard vom vagotomierten Hunde; 22 Tage post operationem. MARCHI-Methode. LEITZ. Oc. 1. Ob. 1.

Fig. 40. Das gleiche. LEITZ. Oc. 3. Vel.-Im. $^1/_{12}$.

Über die Augen der Tiefseegalatheiden.

Von

Stud. zool. **Leo v. Dobkiewicz.**

(Aus der biologisch-systematischen Abteilung des zoologischen Instituts München.)

Mit 12 Figuren im Text und Tafel XXII.

Inhalt.

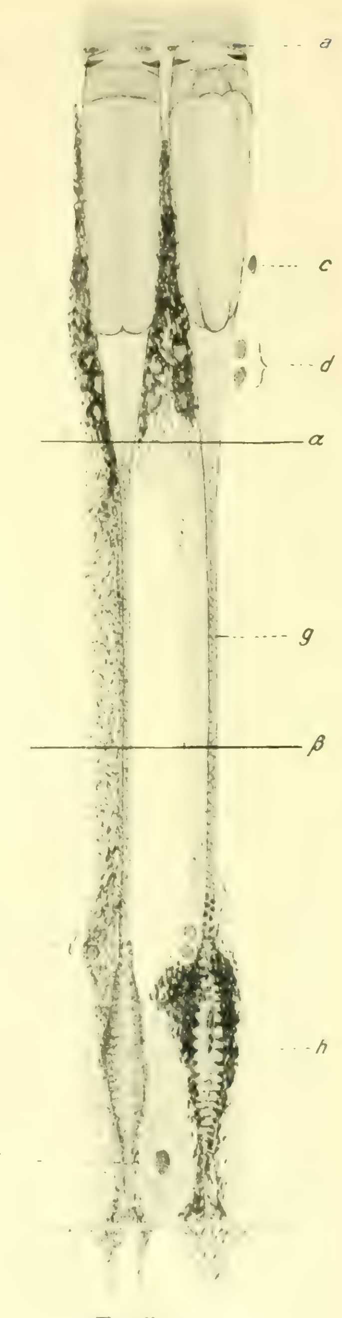
Material und Fragestellung.

Das Material, auf welches sich meine Untersuchungen beziehen, stammt von der deutschen Valdivia-Tiefseeexpedition aus den Jahren 1898—99 und von der ostasiatischen Forschungsreise Dofleins 1904.

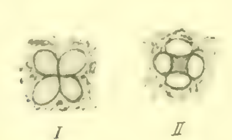
Meine Arbeit stellt gewissermaßen eine Ergänzung zur Arbeit von K. Marcus dar, der meist dieselben von mir beschriebenen Arten mit Beziehung auf die Geruchsorgane untersuchte. Er zieht einige allgemeine Vergleiche zwischen der Ausbildung der Augen und der vorderen Antennen, und kommt zu dem Schlusse: »Kann ein in der Tiefsee lebendes Tier die ihm zu Gebote stehende geringe Lichtmenge nicht ausnutzen, und degeneriert das Auge infolgedessen, so tritt als Ersatz dafür das Geruchsorgan ein und erfährt dann eine umso höhere Ausbildung.«

»Es läßt sich jedoch nachweisen, daß auch bei nicht ständig im Dunkeln lebenden Formen besondere Lebensgewohnheiten ebenfalls eine erhöhte Ausbildung des Geruchsorganes bedingen können.«

Da er aber seine Angaben nur auf das äußere Aussehen der Sehorgane stützt, erschien eine eingehendere Untersuchung des morpho-



Textfig. 1.
Erklärung siehe nebenstehend.



Textfig. 1*a*.

Augenkeile des normalen Galatheidenauges (*Galathea squamifera*). *a*, Kerne, der die Cornea bildenden Zellen; *b*, Kerne, der die Kristallkegel bildenden Zellen; *c*, Kerne der Pigmentzellen *I*. Ordnung; *d*, Kerne der sog. Sehzellen; *e*, Kerne der Pigmentzellen *II*. Ordnung; *f*, Kerne der Tapetumzellen; *g*, Fadenfortsätze der Augenkeile; *h*, Retinulae; *I* Querschnitt durch den Augenkeil in der Linie α; *II* Querschnitt durch den Augenkeil in der Linie β (bei starker Vergrößerung).

logischen Baues der Augen geboten, deren Resultate ich in vorliegender Arbeit zusammenfasse.

Da das mir zu Gebote stehende Material aber keineswegs für histologische Zwecke konserviert und zudem seit 10 Jahren in Alkohol gelegen war, mußte ich von vornherein auf die Untersuchung der Feinheiten des histologischen Baues verzichten.

Literatur.

Die Mannigfaltigkeit, die sich in Form und Färbung der Augen der Tiefseekrebse zeigt, hat Anlaß zu vielen theoretischen Spekulationen in der populären Literatur gegeben. Wissenschaftliche Angaben treffen wir bei Faxon und Smith, die aber nicht eine spezielle Familie der Krebse, sondern Formen der verschiedensten Familien, und diese nur rein äußerlich untersuchten. Erst Milne-Edwards und Bouvier konnten, auf Grund günstigen Materials verschiedener französischer Tiefseeexpeditionen, eine größere Anzahl der gleichen Familie angehörigen Tiere (Galatheiden) genauer untersuchen; aus dem Studium des anatomischen Baues der Tiere, sowie aus den Beobachtungen beim Fange der Krebse zogen sie dann weitere Schlüsse auf deren Lebensgewohnheiten.

Der erste, der den inneren Bau der Augen von Tiefseeformen berücksichtigte, und mit Hilfe der modernen Technik seine Untersuchungen ausführte, war Doflein, der das umfangreiche Brachyurenmaterial der Valdiviaexpedition bearbeitete.

Ich werde im Laufe meiner Arbeit noch öfter auf die Ergebnisse seiner Forschungen eingehen. Bemerken möchte ich hier, daß Doflein in seinen beiden diesbezüglichen Werken (1903, 1904) auch die Familie der Galatheiden als günstig für die Untersuchung der Tiefseeaugen erwähnt, weil sie die verschiedensten Stufen von Rückbildung zeigt.

In ähnlicher Weise untersuchte Dohrn die Augen einiger Tiefseemacruren mit besonderer Berücksichtigung des feineren Baues der Ganglien.

Einleitung.

Einen großen Teil der im Benthos lebenden Decapoden stellen die anomuren Krebse dar, unter denen die Familie der Galatheiden ebenso zahl- und artenreich ist wie die der Paguriden. Vertreter jener Familie kommen in allen Tiefen vor, und sind den verschiedensten Lebensbedingungen unterworfen, ein Umstand, der die mannigfaltigsten Einrichtungen oft bei einer und derselben Art zur Folge hat.

Umbildende Faktoren.

Die Faktoren, die eine solche Mannigfaltigkeit zustande bringen, lassen sich von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachten. Es sind entweder

I. die absoluten Verhältnisse, die in der Tiefe des Meeres herrschen, oder

II. die individuellen Gewohnheiten der Tiere, die im Kampf ums Dasein entstanden sind.

Absolute Tiefseeverhältnisse.

Die sinnreichen Untersuchungen FORELS, REGNARDS und besonders LINSBAUERS haben gezeigt, daß schon in wenigen Metern Tiefe die Lichtintensität bedeutend abnimmt. REGNARD wies eine Abnahme der Strahlen nicht nur in quantitativer Hinsicht nach. Er zeigte besonders deutlich, daß die roten Strahlen schon in geringeren Tiefen bedeutend abnehmen und daß nur die dem Grün sich nähernden Strahlen in tiefere Schichten einzudringen vermögen.

Weitere Untersuchungen stammen von CHUN, der nach seinen Befunden über das Auftreten der Organismen in verschiedenen Tiefen drei Schichten unterscheidet: die euphotische Region, in der die besten Lichtverhältnisse herrschen, die dysphotische Region und die aphotische Region. Er untersuchte daraufhin die Phythoplanktonten und fand, daß sie sich in einer Tiefe von 350 m nur mehr ganz ausnahmsweise finden, da der für die Phythoplanktonassimilation notwendige Lichtintensitätsgrad hier nicht mehr erreicht wird; er schließt daraus, daß in dieser Schicht die aphotische Region beginnt.

Da aber auch in viel größeren Tiefen Tiere mit hochausgebildeten, zur Reception deutlicher Bilder bestimmten Augen, vorkommen (Fische mit Teleskopaugen — BRAUER, Brachyuren — DOFLEIN, Galatheiden — vorliegende Arbeit) müssen wohl auch Strahlen in diese tieferen Regionen gelangen können. Denn es scheint mir ausgeschlossen, daß die Tiere in diesen Schichten so gut entwickelte Augen nur zu dem Zwecke haben sollten, um die Leuchtapparate ihrer Feinde bemerken zu können.

Erst in den letzten Jahren wurde durch die eingehenden Forschungen der nordatlantischen Tiefseeexpedition »MICHAEL SARS« festgestellt, daß die Lichtstrahlen in noch viel bedeutendere Tiefen einzudringen vermögen. Die Messungen über das Eindringen der Strahlen wurden in der Nähe der Azoren vorgenommen mit Hilfe eines von Dr. HELLAND-HANSEN konstruierten Photometers. HELLAND benutzte, um die verschiedenen Strahlen feststellen zu können, panchromatische Platten

und zur Kontrolle der Einwirkung einzelner Strahlen Farbenfilter aus Gelatine. Die Untersuchungen erstreckten sich auf vier verschiedene Tiefen und es ergab sich, daß die Lichtstrahlen die Platte bis zu einer Tiefe von 100 m stark beeinflußten. Dabei zeigte sich eine große Verschiedenheit in der Einwirkung der einzelnen Strahlen. Den schwächsten Einfluß übten die roten, den stärksten die blauen und violetten Strahlen aus und diese Differenz steigert sich mit der Tiefenzunahme wie es sich durch die Messungen bei 500 m ergab; in die Tiefe von 1000 m dringen nur mehr violette und ultraviolette Strahlen ein.

In 1700 m Tiefe gab es nicht die geringste Spur von Licht mehr, selbst nicht, nachdem die Platten 2 Stunden dem hellen Tageslicht ausgesetzt worden waren.

Einige Platten wurden ohne Farbenfilter aufgenommen, einige mit grünem Filter, das eine 18mal längere, einige mit blauem, das eine 6 mal längere Expansionsdauer erfordert als eine Platte ohne Filter.

Die Verbreitung des Benthos hängt übrigens weder allein vom Lichtmangel, noch von niedriger Temperatur (die in größeren Tiefen — 2000 m — bis + 1,3° C steigt), noch von veränderter chemischer Zusammensetzung des Wassers ab. Die Hauptbedingung für eine große Verbreitung des Benthos besteht in guten Nahrungsverhältnissen und deshalb, zum Zweck der Anpassung an die vorhandenen Nahrungsverhältnisse machen die Tiere mannigfaltige Wanderungen selbst in die größten Tiefen, mit denen zahlreiche Umgestaltungen verbunden sind.

Von größter Bedeutung für sie sind aus diesem Grunde auch die organischen Regen, die besonders an den Stellen entstehen, wo Meeresströmungen verschiedener Temperatur zusammenstoßen. So treibt z. B. der Golfstrom aus den wärmeren Regionen in die nördlichen Gewässer eine große Menge von schwebenden Organismen, die hier infolge der erniedrigten Temperatur zugrunde gehen und zu Boden sinken. Durch die Reste dieser Organismen wurden im Laufe der Jahrtausende große unterozeanische Bänke und Rücken gebildet. An solchen Plätzen sammelt sich stets eine große Anzahl des sich vom Detritus nährenden Benthos an und hier sind deshalb auch von Wyville-Thomson (zwischen Island und der Nordsee), Doflein (in den japanischen Meeren,) neuerdings vom Fürsten von Monaco (in der Nähe der Azoren) und vielen andern die reichsten Funde gemacht worden.

Lebensgewohnheiten.

Oft schon in dysphotischen Regionen treffen wir unter den Galatheiden nebeneinander lebend Formen, die in ihrem ganzen Bau und

besonders in der Entwicklung ihrer Sinnesorgane, von denen uns speziell die Augen interessieren werden, total verschieden sind. Neben vollkommen blinden Tieren leben solche mit ausgezeichnet entwickelten, sogar sehr hoch angepaßten Augen.

Wie diese Anpassungstypen der Augen ist auch der Bau des Körpers ein sehr verschiedener.

Die Tiere mit gut entwickelten Sehorganen besitzen in der Mehrzahl schlanke, leichte Beine und sehr lange und bewegliche Scheren.

Bei blinden Formen dagegen finden wir kräftige, aber wenig beweglich gebaute Glieder und einen plumpen, verhältnismäßig großen Körper. Ihr Darminhalt weist auf ausschließliche Detritusernährung hin. Ich konnte selbst einige Formen daraufhin untersuchen und fand stets eine große Menge zierlicher Radiolarienkieselskelette, Foraminiferengehäuse, Globigerinen, vor allem aber viele Sandkriställchen und Schlamm.

Die blinden Tiere scheinen also, wie sich aus ihrem Bau und ihrer Ernährung ergibt, eine träge Lebensweise zu führen; dies erweist sich auch bei ihrem Fange, da sie stets in Schlamm und Gestein versteckt, mit diesen herausgefischt werden.

Bei den mit gut entwickelten Augen ausgestatteten Formen dagegen läßt sich im Gegensatz zu ersteren auf Grund gleicher Untersuchungen und Beobachtungen auf eine ziemlich lebhafte Beweglichkeit der Tiere schließen, wenn auch von ihnen keine großen und weiten Wanderungen am Meeresboden ausgeführt werden; sie halten sich vielmehr stets in einem beschränkten Umkreise auf, meist an den Stöcken sessiler Tiere, deren Nahrung sie teilen und mit denen sie auch an die Oberfläche gebracht werden. Das Zusammenleben geht so weit, daß sogar oft eine gewisse Anpassung der Krebse in der Färbung stattfindet, die auch zum Zwecke des Schutzes gegen Feinde ausgenützt wird, wozu die Dofleinschen Befunde während seiner Forschungsreise in den japanischen Meeren schöne Beweise geliefert haben.

Um aber ihre Beute zu erlangen, und genügende Nahrung zu erhalten, müssen diese Krebse, da sie ihren Platz wenig verändern, große Geschicklichkeit und scharfes Sehvermögen besitzen.

Nicht nur die absoluten Tiefenverhältnisse allein scheinen daher ummodelnde Faktoren zu sein; mit ihnen vereinigen sich die verschiedenen Lebensgewohnheiten, die im Kampf ums Dasein entstanden sind, und diese beiden Faktoren wirken in allen Tiefen des Meeres auf einander ein.

Systematik.

Mit Beziehung auf den Bau der Augen teile ich die Tiere folgendermaßen ein:

I. Typische Dämmerungsaugen. (Angepaßte Augen.)
II. Augen aus aphotischen Regionen.
  a. Pigmentierte Augen.
  b. Pigmentlose Augen.
    1. rückgebildete Augen,
    2. umgebildete Augen.
      α. Rückbildung des photoreceptorischen Teils.
      β. Umbildung des Augenstiels.

I. Typische Dämmerungsaugen.

Munida andamanica Alc. ♀, erwachsenes Exemplar.

Tafel XXII, Fig. I, Textfig. 2.

Station: 265.
Zeit: 9 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 628 m.
Stromgebiet: Indischer Nordäquatorialstrom.
Datum: 30. III. 1899.
Gebiet: Nahe unter der Küste von Ostafrika (Somaliland).

Das Auge von *Munida andamanica* weicht schon äußerlich von demjenigen litoral lebender Formen ab. Die Region der Facetten ist nach allen Seiten hin kolossal vergrößert, sodaß diese starke Verbreiterung der Facettenregion den Augenstiel, der zurückgedrängt wird, auf ein Minimum reduziert; trotzdem bleibt das Auge durch das Vorhandensein einer sehr starken Muskulatur und durch die Form des Augenstiels sehr beweglich.

Die feineren histologischen Verhältnisse habe ich an Längs- und Querschnitten studiert und daraus Folgendes festgestellt: Die Corneafacetten erweisen sich nur nach außen convex. Das dunkelbraune Pigment befand sich in Superpositionsstellung. *Munida andamanica* war am Morgen (9*h*) an die Oberfläche gebracht worden und längere Zeit am Lichte geblieben. Da sich die Pigmentierung in keiner Weise veränderte, schließe ich, daß diese Nachtstellung des Pigmentes fixiert ist.

Doflein fand bei Brachyuren, die aus ähnlichen Tiefen und zu verschiedenen Tageszeiten gefischt, und längere Zeit im Lichte geblieben waren, auch Superpositionsstellung, und nimmt an, daß diese

Stellung schon als charakteristische Anpassung der Dämmerungsaugen auftritt.

Dicht unter der Cornea liegt eine dünne Hypodermisschicht mit den corneagenen Kernen. Die Augenkeile sind ganz normal gebaut. Der Kristallkegel besteht der Länge nach aus drei deutlich voneinander abgesonderten Teilen. Im obersten fein körnig strukturierten Teil gleich unter der Hypodermis liegen die vier kristallogenen SEMPERschen Kerne, (GRENACHER) die auf Längsschnitten als zwei kleine Dreiecke erscheinen. Auf Querschnitten sondert sich der Kristallkegel deutlich in vier Partien, deren jede einen Kern enthält. Die Kerne erscheinen auf solchen Bildern sichelförmig und umgeben den Kristallkegel von oben und außen.



Textfig. 2.
Munida andamanica Alc. Linkes Auge von oben und seitwärts.

Die zweite Schicht stellt den eigentlichen Kristallkegel dar; er ist stark lichtbrechend und vollkommen homogen. Von den oberen und unteren an ihn stoßenden Teilen ist er scharf abgetrennt.

Der untere Teil zeigt die gleiche Struktur wie der obere, nur scheint er von außen mit einem homogenen Mantel umgeben, der bei Behandlung mit Reagentien erhalten bleibt, während die innere Partie leicht zerstört wird. Dieser Teil verjüngt sich stark nach unten. Ob die erwähnte Mantelzone weiter in die vier dünnen Fortsätze übergeht, die zu der Membrana fenestrata laufen, und hier fest haften, wie ich es bei litoralen Formen gefunden habe, und wie es auch kürzlich DOHRN, und früher M. SCHULZE und PARKER beschrieben haben, konnte ich aus meinem Material nicht feststellen. Vermutlich ist dies jedoch der Fall, wie auch aus der Analogie des allgemeinen Baues mit litoralen Formen, sowie aus dem Verhalten der Mantelzone gegenüber Reagentien zu schließen wäre.

Die Fadenfortsätze der Augenkeile sind sehr lang — viel länger als bei litoralen Formen — und gehen proximal in die schmalen spindelförmigen Retinulae über. Längsschnitte durch die Retinulae

zeigten entweder einfache Querstreifung oder Reihen alternierender, quer zur Hauptachse verlaufender Stäbchen, wie schon Doflein u. a. beschrieben haben. Die Stäbchen und Streifen scheinen vollkommen homogen; auch bei stärksten Vergrößerungen ließen sich keine feineren Strukturen erkennen.

Zwischen den unteren Teilen der Kristallkegel liegen die länglich-ovalen Kerne der Pigmentzellen. (Iris-Pigment, Pigment I. Ordnung.) Die Lage der Kerne ist aus den Tafeln ersichtlich. Die Kerne des Retinapigments liegen der oberen Spitze der Retinulaespindeln dicht an und sind stets lateralwärts von der Hauptachse des Tieres gerichtet. Auf Schnitten erhielt ich sehr oft zwei übereinander liegende Kerne. Ob aber zu jeder Retinula entsprechend zwei Pigmentzellen gehören, kann ich nicht entscheiden. Zwischen den unteren Spitzen der Retinulae liegen die Kerne der Tapetumzellen; aus Querschnitten läßt sich ersehen, daß eine Tapetumzelle fünf bis sieben Augenkeile umgibt.

Die Kerne der Sehzellen liegen an der Verjüngungsstelle des Kristallkegels. Ihre Zahl festzustellen, war mir nicht möglich, da die Kerne sich in verschiedenen Flächen befanden und deshalb nicht in einen Schnitt zu liegen kamen. Die Anordnung des Retinapigments auf Querschnitten läßt aber auf die Zahl von sieben Sehzellen schließen. Hier fand ich schöne siebenstrahlige Rosetten.

Die Membrana fenestrata verläuft wie bei den andern Formen und enthält keine Kerne. Die Ganglia optica — besonders das vierte, proximale — waren sehr stark entwickelt. Das allgemeine Verhalten derselben zeigte auch nichts Auffälliges in Beziehung auf die feineren Verhältnisse des Baues und entsprach dem bereits eingehend von Parker und Dohrn[1]) für einige Tiefseemacruren geschilderten.

Munida andamanica Alc. (2), junges Exemplar.

Tafel XXII, Fig. 1.

Station: 194.
Zeit: 9 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 614 m.
Stromgebiet: Indischer Gegenstrom.
Datum: 1. II.
Gebiet: Im Nias-Süd-Kanal.

Die Augen dieses jungen Exemplars gleichen äußerlich völlig denen des vorherbeschriebenen und unterscheiden sich nur durch die

[1]) Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition.

Größe von ihnen. Pigment jedoch findet sich hier nur in der Retinalregion, wie ich auf Schnitten feststellen konnte. Das Pigment I. Ordnung scheint vollkommen zu fehlen. — Ich bemerke, daß beide *Munida andamanica* in Spiritus konserviert waren und gleich lange darin gelegen hatten.

Da ich an diesem zweiten Auge das Verhalten des Tapetum feststellen wollte, behandelte ich es äußerst vorsichtig. Ich hielt es kürzer in den Reagentien und schaltete — trotz der Färbung mit Boraxkarmin — die Alkohol-Salzsäurebehandlung ganz aus. (HCl löst bekanntlich die Tapetumsubstanzen sehr leicht auf.)

Es fragt sich nun, ob das junge Tier rückgebildete oder schwächer entwickelte Augen als das alte besitzt.

Doflein nimmt an, daß bei jungen Tieren die Augen besser ausgebildet sein müssen, daß sie infolgedessen auch eine größere Menge von Pigment enthalten müssen, und daß deshalb auf keinen Fall das Pigment I. Ordnung fehlen könne. Er untersuchte daraufhin eine große Anzahl von Brachyuren und fand regelmäßig bei Formen mit rückgebildeten Augen eine kleine Zahl sehr großer Eier. Die Tiere machen den größten Teil ihrer Metamorphose in den Eihüllen durch und schlüpfen erst nach vollkommener Ausbildung aus.

Bei typischen Dämmerungsformen dagegen fanden sich umgekehrte Verhältnisse; hier ließ sich stets eine sehr große Anzahl kleiner Eier feststellen; der größte Teil der Metamorphose findet außerhalb des Eies statt. Die Tiere schwimmen als pelagische Larven frei umher. Doflein schließt aus diesen beiden Beobachtungen folgendes:

Diejenigen Formen haben verkümmerte Augen »deren Entwicklungsgeschichte sie durch Generationen hindurch dauernd dem Lichte entzieht; diejenigen Tiere jedoch, welche durch die Vermittelung ihrer freischwimmenden Larvenstadien in jeder Generation die Möglichkeit haben, mit dem Licht in Berührung zu treten, haben wohlentwickelte, oft hochangepaßte Augen«.

Die Ausbildung der Augen ist also nach Doflein von der Art der embryologischen Entwicklung abhängig.

Ich schnitt selbst Embryonen von *Cyclodorippe uncifera* Alc., die von einem Muttertier stammten, dessen Augen vollkommen pigmentfrei waren und fand hier eine normale Pigmentanhäufung.

Da die beiden *Munida andamanica* aus verschiedenen Gebieten stammten, könnte als andre Möglichkeit der Erklärung des verschiedenen Baues ihrer Augen noch die Annahme in Betracht kommen, daß wir es hier mit »Standortsvarietäten« zu tun haben. Doflein

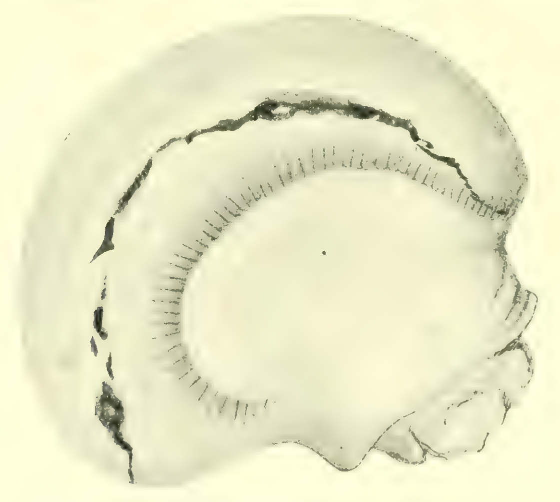
fand auch bei *Cyclodorippe* wie bei vielen andern Formen von ein und derselben Art kleine Abweichungen im Bau und im allgemeinen Verhalten der Augen je nach den verschiedenen Verbreitungsgebieten; solche Abweichungen bezeichnet er als Standortsvarietäten.

Munida squamosa Hend.

Tafel XXII, Fig. 2, Textfig. 3.

Station: 208.
Zeit: 9 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 296 m.
Stromgebiet: Indischer Nordäquatorialstrom.
Datum: 7. II.
Gebiet: Im Südwesten von Groß Nikobar.

Bei diesem Tier ist die äußere Form des Auges von besonderem Interesse. Die Region der Corneafacetten ist zwar ebenso stark aus-



Textfig. 3.

Munida squamosa Hend. Linkes Auge von oben und seitwärts.

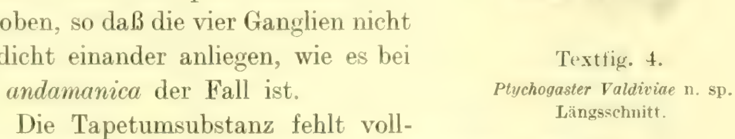
gebildet wie bei den vorher beschriebenen Formen, doch entstehen neue Augenkeile nur in dorso-medialer Richtung. Das Auge wird dadurch seitlich abgeplattet und erhält eine fächerförmige Gestalt. An der lateralen Seite verlaufen im Bogen feine schimmernde Haare. Die Farbe des Auges ist perlmutterglänzend.

Parallel dem Bogen und dicht an ihn angrenzend zieht sich ganz unregelmäßig ein einziger dunkelbrauner Pigmentfleck.

Eine Facettierung konnte ich hier weder äußerlich noch an Schnitten feststellen.

Trotzdem die Cornea äußerlich ganz farblos und hell erscheint und nur den besprochenen unregelmäßigen Pigmentfleck enthält, fand ich auf Schnitten doch eine geringe Menge von Pigment, das besonders an der Peripherie an den Stellen, die ungefähr dem Pigmentfleck entsprachen, in dichten Klümpchen angesammelt war.

Man könnte daraus schließen, daß die abgeplattete Form dieses Auges nicht allein durch den Zuwachs von Augenkeilen in dorsaler Richtung zustande gekommen ist, sondern auch durch Rückbildung einzelner seitlicher Augenkeile, als deren Rest der oben beschriebene Pigmentfleck zu deuten wäre.



Textfig. 4.
Ptychogaster Valdiviae n. sp.
Längsschnitt.

Die Augenkeile und Ganglia optica gleichen denjenigen von *Munida andamanica*. Die Fadenfortsätze sind hier fast ebenso lang wie bei *M. andamanica*. Das vierte Ganglion opticum aber ist etwas kleiner und proximalwärts verschoben, so daß die vier Ganglien nicht so dicht einander anliegen, wie es bei *M. andamanica* der Fall ist.

Die Tapetumsubstanz fehlt vollkommen und die Tapetumzellen sind weniger deutlich.

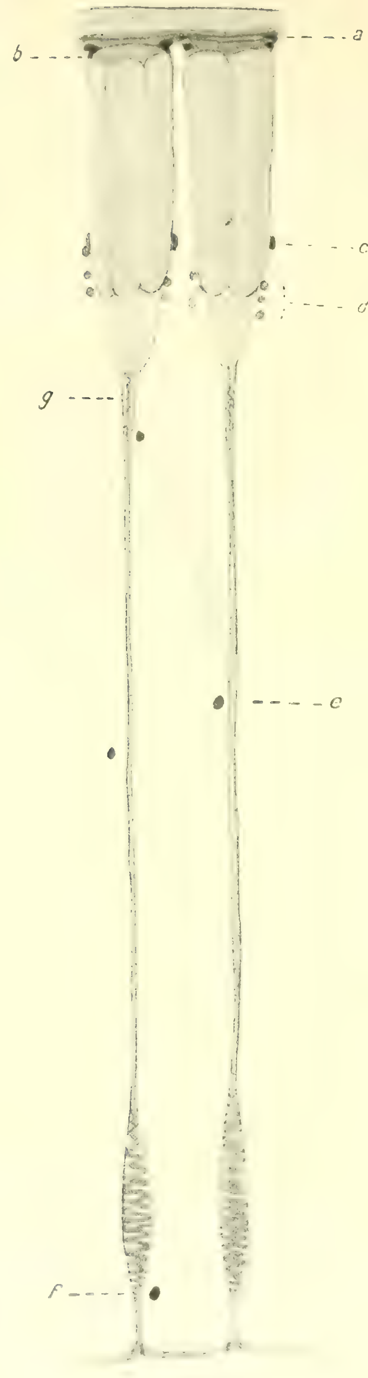
Das Auge ist sehr gut beweglich.

Ptychogaster Valdiviae.

Textfig. 4 und 5.

Station: 208.
Zeit: 9 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 296 m.
Stromgebiet: Indischer Nordäquatorialstrom.
Datum: 7. II.
Gebiet: Im Südwesten von Groß Nikobar.

Das Auge dieses Tieres ist, ähnlich wie bei den Palaemoniden, birnenförmig gestaltet und ebenso stark wie bei jenen beweglich. Die Cornearegion ist sehr entwickelt und läßt eine deutliche Facettierung erkennen. Ihre hell rotbraune Färbung ließ auf starke Pigmentierung



Textfig. 5.
Ptychogaster Valdiviae n. sp. Augenkeile.
Erklärung s. Textfig. 1.

schließen, doch fand ich auf Schnitten keine Spuren von Pigment. Die Kristallkegel und die andern Augenbestandteile waren aber goldgelb gefärbt. Die Kerne des Pigments I. Ordnung liegen an gleicher Stelle wie die der beschriebenen Formen, die II. Ordnung dagegen fehlen zwischen den oberen Spitzen der Retinulae, wo man sie gewöhnlich bei den Galatheiden findet. Auf halber Mitte der Augenkeile fand ich jedoch zwischen den Fadenfortsätzen eine Reihe von runden Kernen. Es ist möglich, daß dieselben dem Retinapigment angehören. Dann fragt es sich, ob die Kerne überhaupt verschiebbar sind, oder ob eine konstant gebliebene Verschiebung nach oben stattgefunden hat.

Bei Palaemoniden sind schon längst verschiebbare Pigmentzellen bekannt, und erst kürzlich hat von Frisch wieder neuerdings ihr Vorhandensein bestätigt. Allerdings handelte es sich hier um pigmentgefüllte Zellen.

Bei *Ptychogaster* aber war, wie schon bemerkt, kein Pigment im Auge zu finden und die äußere Färbung beruhte auf andern Ursachen, ähnlich wie es Doflein bei *Geryon affinis* gefunden hat. Im Totalen zeigte sich hier das Auge rotbraun gefärbt, auf Schnitten aber fanden sich in den Pigmentzellen keine Spuren von Pigment. Nur die Kristallkegel waren dunkelgelb gefärbt.

Nachdem das Vorhandensein wohl ausgebildeter Pigmentzellen, die aber kein Pigment enthielten, bei

Geryon affinis festgestellt war, hat DOFLEIN die Vermutung ausgesprochen, daß das im Auge vorhanden gewesene Pigment aufgelöst worden ist und die umgebenden Bestandteile des Auges gefärbt hat. Oder wahrscheinlicher erscheint es ihm »daß die Farbigkeit der betreffenden Augen nicht auf farbigem Pigment, sondern auf der Imprägnierung der optischen Bestandteile, eventuell auch der Sehelemente mit einem durchsichtigen Farbstoff beruht. Eine solche Imprägnierung könnte in zweierlei Richtungen nützlich sein:

1) sie könnte die Ausnutzung der in die Tiefe dringenden Strahlen des Spectrums erhöhen, oder

2) sie könnte das Auge speziell für von Leuchtorganen ausgehendes farbiges Licht sensibel machen.«

Ich muß hier auch bemerken, daß die von mir untersuchten Embryonen von *Cyclodorippe* außer dem ziemlich rotbraunen Pigment eine ebenso rote Färbung in allen Augenbestandteilen zeigten.

Nach mündlicher Mitteilung von Professor DOFLEIN fand dieser bei der Untersuchung von unter dem Deckglas lebend gequetschten Larven derselben schon hier stets eine solche orange-rote Färbung.

Ein Beweis, daß dieselbe weder durch das längere Liegen im Alkohol noch durch das Behandeln der konservierten Tiere mit Reagentien hervorgerufen worden sein kann.

Die Kerne des Tapetum bei *Ptychogaster* lagen normal zwischen den unteren Enden der Retinulae; die Tapetumzellen waren sehr gut ausgebildet; sie zeigten die typischen lappen- und fingerförmigen distalwärts gerichteten Fortsätze, wie man sie auch bei mehreren litoralen Formen in der Anordnung der Tapetumsubstanz findet. Nach der Färbung mit Bleu de Lyon erscheinen sie schwach grünlich. Tapetumsubstanz war nicht vorhanden; es ist sehr möglich, daß sie durch das lange Liegen in Alkohol aufgelöst worden ist.

Weiterer Schlüsse über das Verhalten oder die Notwendigkeit der erwähnten Stoffe (Pigment, Tapetum) im Auge der Tiefseedecapoden möchte ich mich enthalten, da die ganze Frage nach der Pigmentierung im Tierkörper noch nicht geklärt ist.

Was die feineren histologischen Details betrifft, so möchte ich die eigenartigen, bisher in der Literatur noch nicht beschriebenen, in den Retinulae spiralig aufgerollten Fäden hervorheben; diese verlieren sich nach oben in den Fadenfortsätzen und zeigen eine zwar feinere, aber doch deutlich wahrnehmbare Spirale erst wieder an der Stelle, wo die Kristallkegel in die Fadenfortsätze übergehen. Am unteren Ende der Retinulae verlaufen die Fäden gegen die Membrana fenestrata.

Doflein fand bei *Pleistacantha moseleyi* eine ähnliche zweireihige Anordnung der Retinulae, die aber normale Querstreifung zeigten.

Ob die spiraligen Fäden im Leben tatsächlich vorhanden sind, oder ob die Spirale eine Folge nicht entsprechender Fixierungsmethoden ist, kann ich vorläufig nicht entscheiden.

An anderer Stelle werde ich noch näher auf die Frage des Baues der Rhabdome eingehen, die ja für die gesamten Decapoden, wie schon Dohrn bemerkt hat, noch unaufgeklärt ist.

Mit diesen drei von mir beschriebenen Formen:

Munida andamanica (1, 2),
Munida squamosa,
Ptychogaster Valdiviae.

schließe ich die Betrachtung der ersten Gruppe — typische Dämmerungsaugen — ab.

Als charakteristische Merkmale dieser Gruppe lassen sich anführen:

1) die übermäßig starke Ausbildung der Corneafacettenregion;
2) die übermäßig große Länge der Fadenfortsätze der Augenkeile;
3) die große Zahl der Augenkeile;
4) die minimale Dicke der Cornea;
5) die geringe Breite der Kristallkegel im Verhältnis zu ihrer Länge;
6) die übermäßige Entwicklung der Ganglia optica;
7) die große Beweglichkeit des Augenstiels.

II. Augen aus aphotischen Regionen.

Pigmentierte Augen.

Munida microphthalma M-Edw.

Tafel XXII, Fig. 3. Textfig. 6.

Station: 37.
Zeit: 6 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 1694 m.
Stromgebiet: Gebiet des Guineastroms.
Datum: 29. VIII.
Gebiet: Im Nordosten von Bravista, Kap Verden.

Das Tier stammt aus einer Tiefe, die weit die Grenze der Dämmerungszone überschreitet.

Äußerlich ist das Auge von *Munida microphthalma* verhältnismäßig klein, von walzenförmiger Gestalt. Die Region der Facetten ist im Vergleich zu litoralen Formen stark reduziert. Die Cornea zeigt eine hellbraune Färbung, mit dunkelbraunen, unregelmäßigen Flecken am Rande. Schon bei der Betrachtung mit der Lupe konnte man zahlreiche, große, polygonale Facetten unterscheiden. Der Augenstiel ist gelblich-weiß und besitzt den den Tiefseegalatheiden eigenen Perlmutterschimmer; er ist mit feinen zerstreuten Haaren bedeckt. Seine Beweglichkeit ist eine bedeutend geringere als bei den andern beschriebenen Formen, worauf schon der Bau des unteren Teiles des Stieles schließen läßt.



Textfig. 6.
Munida microphthalma M-Elw.

Auf Schnitten fand ich die Corneafacetten nur nach außen convex. Pigment war in beträchtlicher Menge vorhanden. Das Retinapigment war von tief dunkelbrauner Farbe und besonders an der Peripherie in größerer Masse angesammelt. Hier muß entweder die Neubildung der Augenkeile stattfinden, oder es haben, wie man auch annehmen könnte, die Pigmentzellen, die sich hier ansammeln, die Stelle der hier rückgebildeten, verschwundenen Augenkeile ausgefüllt, was ich bei der sehr kleinen Zahl der Augenkeile, für sehr wahrscheinlich halte. Dieser Anhäufung von Pigment entsprechen auch die erwähnten Flecken am Rande der Cornea. Die Fadenfortsätze der Augenkeile sind kurz und breit geworden. Das erste Ganglion opticum rückt proximalwärts weit von der Membrana fenestrata ab, zu der Nervenbündel in mehreren Ästen verlaufen. Der gesamte Ganglienkomplex ist proximalwärts verschoben. Das erste Ganglion ist stark verkleinert.

Wenngleich aber in diesen aphotischen Regionen die Augen für die Tiere durchaus unnötig sind, ist doch noch keine vollkommene Rückbildung eingetreten; vielmehr entsprechen die einzelnen Augenkeile, sowie die Ganglia optica in ihrem Bau allen Anforderungen der Physiologie des zusammengesetzten Auges, und lassen annehmen, daß

diese Ausbildung der Augen aus der Zeit des Larvenlebens der Tiere herrührt; denn den Vermutungen mancher Autoren, daß diese gut ausgebildeten Augen den Tieren in diesen Tiefen nur dazu dienen sollen, um ihnen die Leuchtapparate ihrer Feinde bemerklich zu machen, kann ich mich nicht anschließen.

Vielmehr haben die neuesten Untersuchungen auf diesem Gebiet klar genug gezeigt, daß Tiere mit den größten Leuchtapparaten und in diesem Falle kann es sich nur um solche handeln, Bewohner geringerer Tiefen sind.

Hjorth, der seine Angaben auf die zahlreichen Erfahrungen der norwegischen Tiefseeexpedition »Michael Sars« stützt, sagt hierüber: "It is important to lay stress upon the fact, that these remarkable light organs, and peculiar telescopic eyes do not belong to the dark region in the sea, where the sunlight never penetrates, but, on the contrary, to a region where there are, at any rate, considerable quantities of the rays which are nearest to the blue, violet, and ultra-violet portion of the spectrum.

There has been a good deal of discussion as to whether the light emitted by the light organs was entirely produced by the vital energy of the organisms, or whether the organisms had the power of transforming the ultra-violet rays of the sunlight into rays of lesser wavelength. The observations I have described here cannot, of course decide questions of this kind, but they show, at any rate, that lightemitting organisms live in water-layers in which there are quantities of rays from the sun. And we recognize, further, in these forms a new biological type of organisms, a separate group with quite characteristic outward conditions of existence." (p. 509).

Fasse ich die charakteristischen Eigenschaften dieses zweiten Typus (der leider nur durch eine Form repräsentiert ist): Augen aus aphotischen Regionen — Pigmentierte Augen, — zusammen, so ergeben sich folgende Punkte:

1) verkleinerte Region der Corneafacetten;
2) kurze Fadenfortsätze;
3) breite und kurze Kristallkegel;
4) Verkleinerung der ersten Ganglia optica;
5) Verschiebung der Augenganglien.
6) geringe Zahl der Augenkeile;
7) verminderte Beweglichkeit des Augenstiels.

Pigmentlose Augen.

Rückgebildete Augen.

Munidopsis (Galathodes) tridentata Esmark.

Tafel XXII, Fig. 1

Station: 265.
Zeit: 9 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 628 m.
Stromgebiet: Indischer Nordäquatorialstrom.
Datum: 30. III.
Gebiet: Nahe unter der Küste von Ostafrika (Somaliland).

Das Auge von *Munidopsis tridentata* ließ weder äußerlich noch auf Schnitten Pigmentierung und Facettierung erkennen. Dorso-medial dicht bei der Cornea befindet sich ein Büschel großer, stilettartiger Haare. Die ganze Facettenregion ist medio-lateralwärts verschoben, wie aus der Tafel ersichtlich ist. Die Cornea erreicht eine bedeutende Dicke. Die Kristallkegel waren in die Länge gezogen, sehr schwach lichtbrechend und liefen gegen die Retinulae spitzig zu. Die Kerne der Hypodermis sind in Wucherung begriffen und dringen tief in die Kristallkegel hinein zwischen die ebenfalls in Wucherung begriffenen SEMPERschen Kerne. Sie sind von beträchtlicher Größe, von kugeliger oder länglicher Form, und, wie auch die Abbildung zeigt, sehr chromatinarm.

Auf einigen Querschnitten konnte ich auch alle vier Teile des Kristallkegels feststellen; sie waren aber meistens unregelmäßig und ungleich groß.

Die Kerne, die ihrer Lage nach denen der Pigmentzellen I. Ordnung entsprechen, sind stäbchenförmig geworden. Die Sehzellenkerne fand ich an einigen schlechter erhaltenen Exemplaren zwischen Retinulae und Kristallkegeln eingeschoben, wie es DOFLEIN für *Hypsophrys longipes* oder *Homolodromia Bouvieri* n. sp. Dofl. abgebildet hat; an besserem, mit Sublimat konserviertem Material jedoch zeigte sich sehr deutlich, daß die Kerne der Sehzellen dem spitzen Ende der Kristallkegel dicht anliegen. Auf einigen Schnitten zählte ich deutlich sieben Kerne.

Die Fadenfortsätze der Augenstiele sind gänzlich verschwunden und die stark in die Länge gezogenen quergestreiften Retinulae vereinigen sich unmittelbar mit den Kristallkegeln. Zwischen den Retinulae lagen noch wenige zerstreute Kerne, deren Zugehörigkeit nicht zu bestimmen war.

Die Ganglia optica sind fast vollkommen aus dem Augenstiel weggerückt; nur das erste kleine Ganglion liegt noch innerhalb desselben. Von ihm verläuft gegen die Membrana fenestrata ein mächtiger Nervenstrang, der sich in seinem weiteren Verlauf verästelt (s. Abbildung) und Faserbündel in die Retinulae schickt. Die Membrana fenestrata zeigt normalen Bau. Den ganzen Augenstiel füllt dichtes Bindegewebe aus. Zu den Haarbüscheln gehen, von den Ganglia optica unabhängig, einzelne Nervenstränge, die dicht der Hypodermis anliegen.

Elasmonotus cylindrophthalmus Alc.

Tafel XXII, Fig. 5, Textfig. 7.

Station: 194.
Zeit: 9 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 614 m.
Stromgebiet: Indischer Gegenstrom.
Datum: 1. II.
Gebiet: Im Nias-Süd-Kanal.

Elasmonotus cylindrophthalmus stellt die Form dar, die unter allen von mir untersuchten Galatheiden die merkwürdigsten Augen besitzt. Sie sind von gelblich-weißer Farbe und zeigen einen von den bisher beschriebenen Arten vollkommen abweichenden Bau, der keineswegs von großem Vorteil für das Tier sein kann.

Wie schon der Name besagt, ist das kleine, unbewegliche und vollkommen unbehaarte Auge schmal cylindrisch gestaltet, und auf seiner ganzen Oberfläche glatt und glänzend, während bei den pigmentfreien Augen der übrigen Tiefseeformen nur die Cornea allein glänzend erscheint.

Schon aus dieser äußeren Beobachtung läßt sich vermuten, daß das Auge keinen Stiel besitzen kann, oder vielmehr, daß dieser ganze Stiel in eine Cornea umgewandelt ist.

Auf Schnitten konnte ich feststellen, daß sich die, im Verhältnis zu der der andern Augen sehr dünne, Cornea proximal stark — fast um das dreifache — verdickt.

Die Innenseite der Cornea ist mit einer deutlich wahrnehmbaren Hypodermisschicht bedeckt, der sich die Reste der stark veränderten Kristallkegel anschließen, die proximal in die Masse des Bindegewebes übergehen.

Im Auge selbst fand ich nur ein einziges wohlerhaltenes Ganglion. Vom zweiten waren nur Spuren vorhanden, doch ließ sich aus dem

Chiasma auf das Vorhandensein desselben schließen; vielleicht ist es beim Abschneiden des Auges abgerissen worden. Ich konnte nicht feststellen, ob die andern Ganglien, wie bei den vorher beschriebenen Arten, vorhanden waren. Jedenfalls befanden sie sich nicht mehr innerhalb des Augenstieles.

Man könnte hier aber auch an eine Rückbildung einzelner Ganglien denken, wie ich es bei andern Formen gefunden habe und in der Folge noch beschreiben werde.

Vom ersten Ganglion aus gehen in gerade verlaufenden, dichten, aber nicht kompakten Strängen einige Nervenbündel nach oben; sie geben in der Richtung gegen die Kristallkegel einzelne Fasern ab, die aber, ohne sie zu erreichen, sich in der Bindegewebsmasse verlieren.



Textfig. 7.
Elasmonotus cylindrophthalmus. Alc. Rechtes Auge von oben.

Da eine Ausbildung der Retinulae nicht zustande kommt, fehlt jede Verbindung zwischen Kristallkegeln und Nerven. Die Membrana fenestrata ist vollkommen geschwunden.

Ich möchte bemerken, daß die Träger beider zuletzt behandelten Augenformen aus den Stationen 265 und 194 stammten, denselben Stationen, an welchen auch die beiden *Munida andamanica* gefangen worden waren. Alle diese Tiere waren mit dem Trawl aus diesen beiden Tiefen gefischt worden und zwar *Munida andamanica* (1) zusammen mit *Munidopsis tridentata* aus der Tiefe von 628 m, *Munida andamanica* (2) mit *Elasmonotus cylindrophthalmus* aus 614 m Tiefe.

Mit Absicht wählte ich die beiden *Munida andamanica*-Formen aus diesen Stationen, als Beispiel für das Nebeneinanderleben von Tieren, die sich einerseits durch höchstentwickelte Augen auszeichnen, anderseits gänzlich rückgebildete Augen besitzen, wie sie in den größten Tiefen des Ozeans vorkommen. Ich verweise hier auf das in der Einleitung Gesagte.

Munidopsis subsquamosa Hend. resp. *pallida* Alc.

Tafel XXII, Fig. 6, Textfig. 8.

Station: 240.
Zeit: 5 a.

Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 2959 m.
Stromgebiet: Ausläufer der Südäquatorialströmung.
Datum: 14. III.
Gebiet: Seychellengruppe.

Munidopsis subsquamosa ist von plumper, gedrängter Körperform, mit verhältnismäßig kurzen Extremitäten, umgeben von einem äußerst

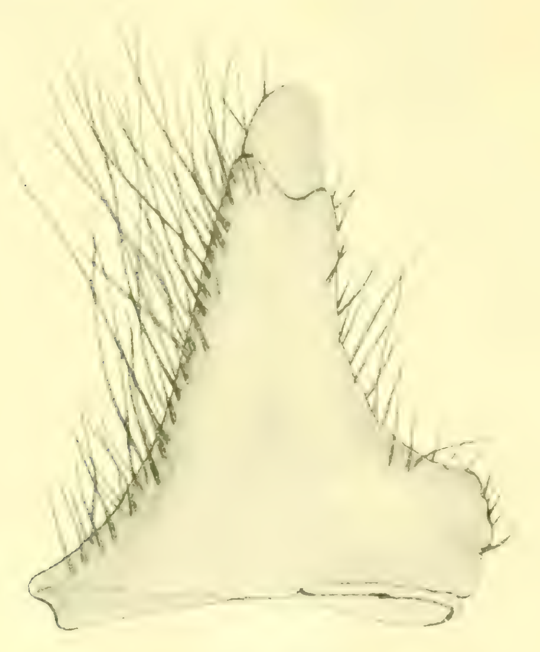


Textfig. 8.

Munidopsis subsqamosa Hend resp. *pallida*. Alc. Linkes Auge von der Seite.

festen Panzer. Dementsprechend ist auch der gänzlich unbeweglich gewordene Augenstiel von einer sehr dicken Chitinhülle bedeckt, die auf der medio-dorsalen Seite einen mächtigen Dorn bildet. Dieser

dient, zusammen mit dem Stachel des Rostrums dem Tiere zu allgemeinem Schutz. Unterhalb dieses Dornes liegt eine glänzende Cornea; die obere Partie des Stieles ist imprägniert mit kleinen Disken, die in allen Farben schimmern. Die Kanten sind von feinen, goldglänzenden Härchen bedeckt. Am Querschnitt zeigt der Augenstiel eine beinahe dreieckige Gestalt, die aber in der Gegend der Cornea etwas abgerundet ist, so daß das ganze Gebilde ungefähr die Form einer Pyramide darstellt, deren abgeschnittener Spitze die Cornea und der Dorn aufsitzen.



Textfig. 9.

Munidopsis subchelata n. sp. Rechtes Auge von oben.

Auf Schnitten fand ich die Cornea verhältnismäßig dünn, die Reste der Augenkeile aber besser erhalten als bei *Elasmonotus cylindrophthalmus*, insofern als sich hier noch Reste der Retinulae und Verbindungen zwischen optischen und nervösen Teilen feststellen lassen. Sämtliche Kerne liegen ganz unregelmäßig in diesen Elementen zerstreut, so daß eine nähere Bestimmung ihrer Zugehörigkeit vollkommen unmöglich ist.

Die Ganglia optica liegen ungefähr in der Mitte des Stieles. Sie sind stark aneinander gerückt und bilden eine verschmolzene Masse, die aber durch die Gruppe der Ganglienzellenkerne in zwei deutliche Teile

gesondert wird. Sie senden verästelte Nervenstränge zu der Membrana fenestrata und den Retinulae. Den Übergang der Nervenfasern in die Retinulae konnte ich nicht feststellen. Besondere feine, von den Ganglia optica unabhängige Nervenstränge, gehen zu den Haaren.



Textfig. 10.
Munidopsis subchelata n. sp. Längsschnitt. *H.N.*, zu den Haaren laufender Nerv.

Aus der Anwesenheit der Membrana fenestrata und der Retinulae ist ersichtlich, daß trotz der beträchtlichen Tiefe von 2949 m das Auge nicht die starke Rückbildung erfahren hat, wie wir sie bei *Elasmonotus cylindrophthalmus*, der in viel geringerer Tiefe, aber unter besonderen Bedingungen lebt, gefunden haben.

Eine allgemeine Zusammenfassung über die Gruppe der rückgebildeten Augen möchte ich erst später bringen, da sich die Formen, die ich im Folgenden zu beschreiben haben werde, zum Teil auch noch dieser Gruppe anschließen.

Pigmentlose Augen.

Umgebildete Augen.

Rückbildung des photoreceptorischen Teils.

Munidopss subchelata n sp.

Textfig. 9 und 10.

Station: 191.
Zeit: 10 a.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 750 m.
Stromgebiet: Indischer Gegenstrom.
Datum: 31. I.
Gebiet: Im Binnenmeere von West-Sumatra.

Das Auge dieses Tieres hat die Form eines Dornes, der vollkommen unbeweglich und im distalen Teil lateralwärts ausgebuchtet ist. Die Spitze des Dornes ist von der kleinen, weißlichen Cornea bedeckt, die ungefähr $^{1}/_{15}$ des gesamten Augenstieles einnimmt. Das ganze Auge ist ähnlich dem von Doflein bei *Cymonomus* beschriebenen.

Auf Querschnitten fand ich die Cornea von mittlerer Dicke, die gegen das Chitin hin zunahm.

Die optischen Elemente des Auges sind zu einer unregelmäßigen Masse mit zerstreuten Kernen aufgelöst.

Den ganzen Augenstiel durchzieht ein dicker Nervenstrang, der sich nach oben ganz dicht bei den Resten der optischen Elemente, auffasert.

Auf halber Strecke des Nervenstranges finden sich noch minutiöse Spuren eines Ganglions, das so stark rückgebildet ist, daß es innerhalb des Nervenstranges liegt und keinerlei Ausbuchtung bildet.

Das Bindegewebe und die Nerven, die zu den Haaren verlaufen, zeigen im Gegensatz zu den Nervi optici gute Ausbildung und normale Struktur.

Die Membrana fenestrata fehlt vollkommen.

Munidopsis hirsutissima n. sp.

Textfig. 11 und 12.

Station: 190.
Zeit: 4 p.
Fang: Grundnetz Trawl.
Lotung: 1280 m.
Stromgebiet: Indischer Gegenstrom.
Datum: 30. I.
Gebiet: Im Binnenmeer von West-Sumatra.

Das Auge dieses Tieres gleicht in seinem Bau dem vorher beschriebenen; nur ist die Rückbildung noch weiter fortgeschritten, wie die starke Verkleinerung der Cornea, sowie das vollkommene Fehlen der Ganglia optica beweisen. Der Nervenstrang hat eine so starke Veränderung erfahren, daß er fast nicht mehr wahrnehmbar ist.

Das Vorhandensein einer Innervierung der Haare konnte ich aber auch hier feststellen.

Die zwei zuletzt beschriebenen Augen stehen ungefähr auf der Stufe der Rückbildung, die Strauss für das Gammaridenauge als Andaniexisstadium bezeichnet hat.

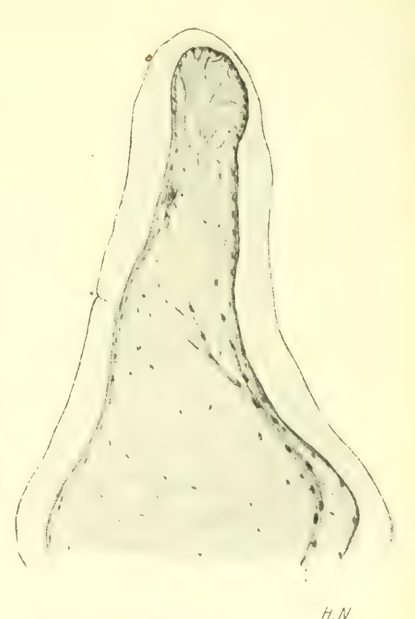
Ich fasse kurz noch einmal die charakteristischen Merkmale der

Gruppe der rückgebildeten Augen, der ich auch die beiden letzten Formen angeschlossen habe, zusammen:

1) Schwinden der Fadenfortsätze.
2) Vollkommene Pigmentlosigkeit.
3) Schwinden der Retinulae.
4) Allmähliche Verwischung der optischen Elemente.



Textfig. 11.
Munidopsis hirsutissima. Rechtes Auge von oben.



Textfig. 12.
Munidopsis hirsutissima. Längsschnitt. *H.N.*, zu den Haaren laufender Nerv.

5) Schwinden der Membrana fenestrata.
6) Schwinden der Ganglia optica (die im Laufe der Rückbildung immer mehr die Tendenz zeigen, zu einer einheitlichen Masse zu verschmelzen).

Umbildung des Augenstiels.

Die letzte Gruppe habe ich die der umgebildeten Augen genannt, eine Bezeichnung, die eigentlich nicht ganz richtig ist, da die photoreceptorischen Teile des Augenstiels außer ihrer Rückbildung keine

weitere Veränderung zeigen. Allein die Augenstiele selbst sind Träger eines andern Sinnes geworden. Ich habe schon mehrmals im Laufe meiner Arbeit auf die Behaarung der Augen, und die, unabhängig von den Ganglia optica, erfolgte Innervierung der Haare hingewiesen. Bei den zwei zuletzt beschriebenen Formen aber finden wir eine so stark auftretende Behaarung der Augen, daß eine kurze Besprechung geboten erscheint. Von einer speziellen Beschreibung aber nehme ich Abstand, da sich diese Haare in keiner Weise von denen unterscheiden, die den ganzen Körper der Tiere bedecken, somit also mit meiner Arbeit in keinem Zusammenhang stehen.

Ich habe drei verschiedene Typen von Haaren gefunden:

I. kurze, stilettartige, ungefiederte,

II. lange, ungefiederte,

III. gelenkige, doppelt gefiederte.

Es handelt sich nun darum, festzustellen, zu welchem neuen Sinnesorgan der Augenstiel umgebildet worden ist, d. h. was für eine physiologische Funktion diese Haare besitzen.

Nur zwei Autoren berichten uns Spezielles über die Behaarung der Augen:

Bethe, der im allgemeinen über die Innervierung der Augenstiele spricht, und darauf hinweist, daß mit dem Nervus opticus auch spezifisch andre Nerven in den Augenstiel hineindringen.

Herbst, dessen Regenerationsexperimente die Annahme Bethes bestätigen. Herbst vermutet auf Grund seiner Befunde, daß diese Nerven speziell auf chemische Reize reagieren, ähnlich wie es von der vorderen Antenne angenommen wird.

Über die Funktion der Körperhaare der Decapoden im allgemeinen dagegen ist eine große Literatur vorhanden:

Leydig und Kraepelin haben das Vorhandensein einer Innervierung der Haare festgestellt und ganz richtig vermutet, daß sie Sinnesorgane darstellen.

Retzius, vom Rath, Kotte beschäftigten sich hauptsächlich mit dem morphologischen Bau der Haare.

Nagel vermutet nach seiner Theorie der universalen Sinnesorgane, daß diese Haare nicht nur zum Tasten dienen, sondern auch noch andre Sinneseindrücke übermitteln können.

In neuester Zeit spricht Doflein die Vermutung aus, daß die große Mannigfaltigkeit in der Form der Haare den verschiedenen Funktionen der Haare entspreche, daß also eine größere Spezialisierung eingetreten sei.

Nachdem keine sicheren experimentellen oder morphologischen Beweise für die Funktion und weitere Bedeutung des umgebildeten Augenstiels und der Haare vorliegen, muß aber eine weitere Erklärung der Zukunft vorbehalten bleiben.

Schluß.

Zum Schluß fasse ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen noch einmal kurz zusammen:

Sehr hochentwickelte, angepaßte Augen finden sich in denjenigen Regionen, in welche wenig Licht eindringen kann, also in den dysphotischen Regionen. Je größer die Tiefe, und je geringer damit der Lichteinfall wird, umso höhere Ausbildung erfahren die Augen. In den Regionen aber, in die gar kein Licht mehr eindringt, also den aphotischen, sind die Augen vollkommen rückgebildet.

Spezielle biologische Verhältnisse können aber auch in dysphotischen Regionen eine vollkommene Rückbildung des Auges zur Folge haben. (*Elasmonotus cylindrophthalmus.*)

Methoden.

Um die Objekte gut schneiden zu können, mußte zuerst die den Augenstiel umgebende Chitinschicht entkalkt werden, wozu die Pérenysche Flüssigkeit benutzt wurde.

Je nach der Ausbildung des Chitins blieben die Objekte 3—6 Stunden in der Flüssigkeit. Zur Färbung erwies sich am geeignetsten Boraxcarmin als Vorfärbung (2—3 Stunden bei 40° C) und Bleu de Lyon als Nachfärbung. Mit dieser Methode ergaben sich die besten Resultate — das Chitin färbte sich blau — die Kerne rot — die nervösen Elemente lila.

Von besonderer Bedeutung für brauchbare Schnitte war eine zweckmäßige Einbettung. Die Objekte mußten unbedingt etwa 12 bis 15 Stunden in Xylol-Paraffin liegen, und wurden dann nur ganz kurze Zeit in den Thermostaten gebracht.

So behandelte Augen konnte ich mit gutem Erfolg 2 μ dick schneiden, ohne andre kompliziertere Methoden anwenden zu müssen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Doflein, spreche ich meinen aufrichtigsten Dank für seine freundliche Anleitung und die vielen fördernden Hinweise aus. Auch Herrn Dr. Balss, Assistent an der zoologischen Sammlung, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

München, im April 1911.

Literaturverzeichnis.

A. Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV.

Das Nervensystem von Carcinus maenas. I. Teil. 1. u. 2. Mitteilung. Ebenda. Bd. L.

— Dasselbe II. Teil. 3. Mitteilung. Ebenda. Bd. LI.

A. Brauer, Die Tiefseefische. Wiss. Ergebnisse deutsch. Tiefseexped. Bd. XV.

C. Chun, Atlantis. Bibliotheca zoologica. Bd. VII. Heft 19.

F. Doflein, Brachyura. In: Ergebnisse der deutsch. Tiefseexped. Bd. VI. 1904.

— Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. 1903.

S. Exner, Die Physiologie des facettierten Auges von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien. 1891.

W. Faxon, Report of the results etc. of the »Blake« 1896. XXXVII. Supplementary Notes on the Crustacea. Bull. Mus. Comp. Zoology. Vol. XXX.

K. von Frisch, Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

J. Hjort, The »Michael Sars« North Atlantic Deep-sea Expedition 1910. The Geographical Journal. Bd. XXXVII. No. 4, 5.

E. Kothe, Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane usw. Zool. Jahrb. Bd. XVII

Kraepelin, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Oster-Programm des Realgymnasiums des Johanneums Hamburg.

F. Leydig, Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. Bd. IX.

K. Marcus, Über Geruchsorgane bei decapoden Krebsen aus der Gruppe der Galatheiden. Diese Zeitschrift Bd. XCVII. 1911.

Milne-Edwards und Bouvier, Considérations générales sur la famille des Galathéides. Annales des Sciences nat. Zoologie. 7ième Sér. Tome XVI.

W. Nagel, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über Geruchs und Geschmackssinn usw. Bibl. Zool. Vol. VII.

G. H. Parker, Compound Eyes in Crustaceas. Bull. Mus. Comp. Zoology. Vol. XXI.

— The Retina and optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

— The photomechanical changes in the retical Pigment of Gammarus. Bullet. Mus. Comp. Zoology. Cambridge. Vol. XXXV.

O. vom Rath, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIV.

Über die von Claus beschriebenen Nervenendigungen in den Sinneshaaren der Crustaceen. Ebenda. Bd. XV.

Über Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden usw. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. IX. Heft 2.

Sidney J. Smith, The abyssal Decapod Crustacea of the »Albatross« Medyings in the North Atlantic. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 5. Vol. XVII.

E. Strauss, Das Gammaridenauge. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp. Bd. XXIX.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Fig. I. *Munida andamanica* Alc. Längsschnitt kombiniert, rechte stark pigmentierte Seite von altem Tier, linke von jungem Tier.

Fig. II. *Munida squamosa* Hend. Längsschnitt, links unten Muskelstrang.

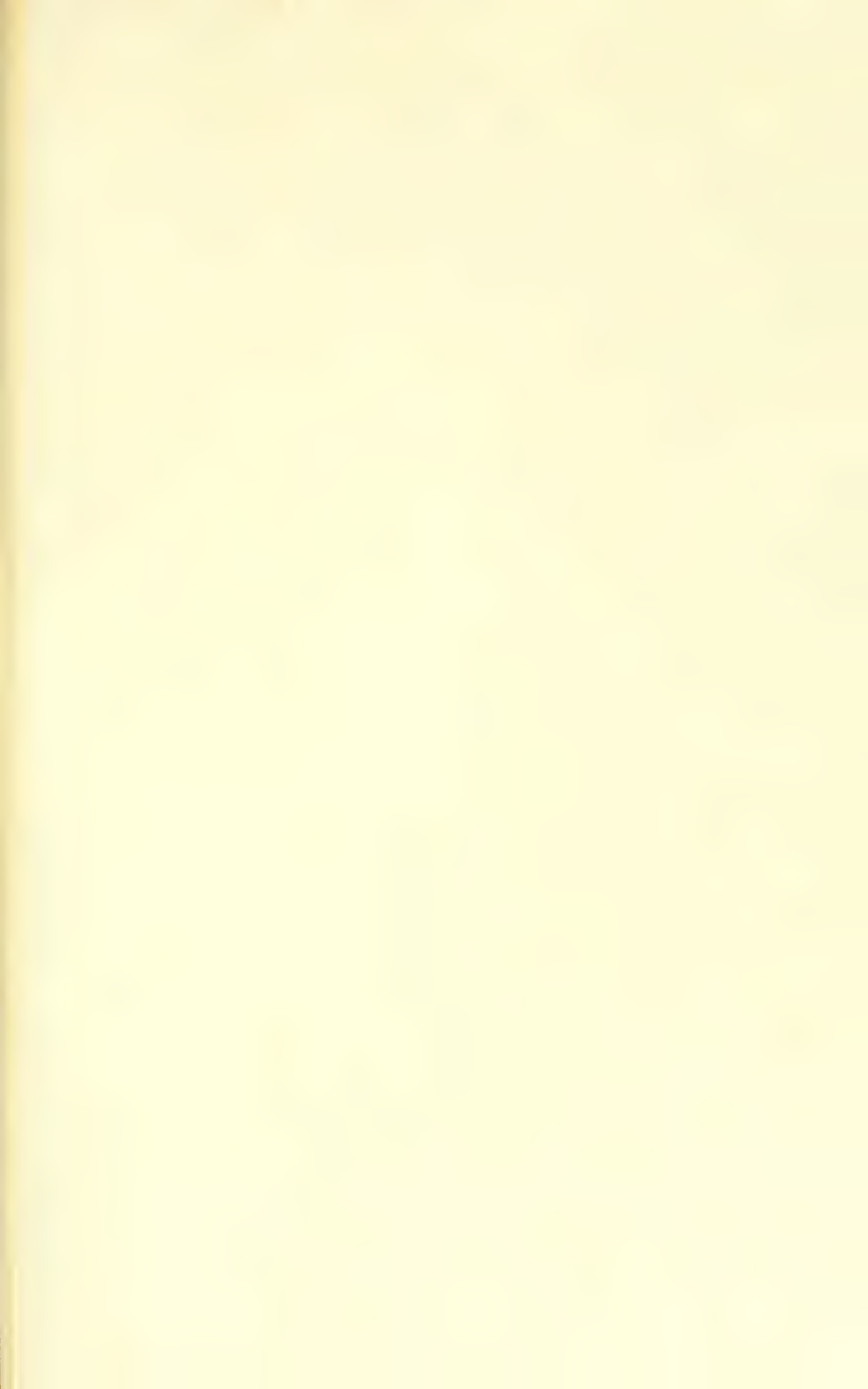
Fig. III. *Munida microphthalma* M-Edw. Längsschnitt.

Fig. IV. *Munidopsis (Galathodes) tridentata* Esmark. Längsschnitt.

Fig. V. *Elasmonotus cylindrophthalmus* Alc. Längsschnitt.

Fig. VI. *Munidopsis subsquamosa* Hend. resp. *pallida* Alc. Längsschnitt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.







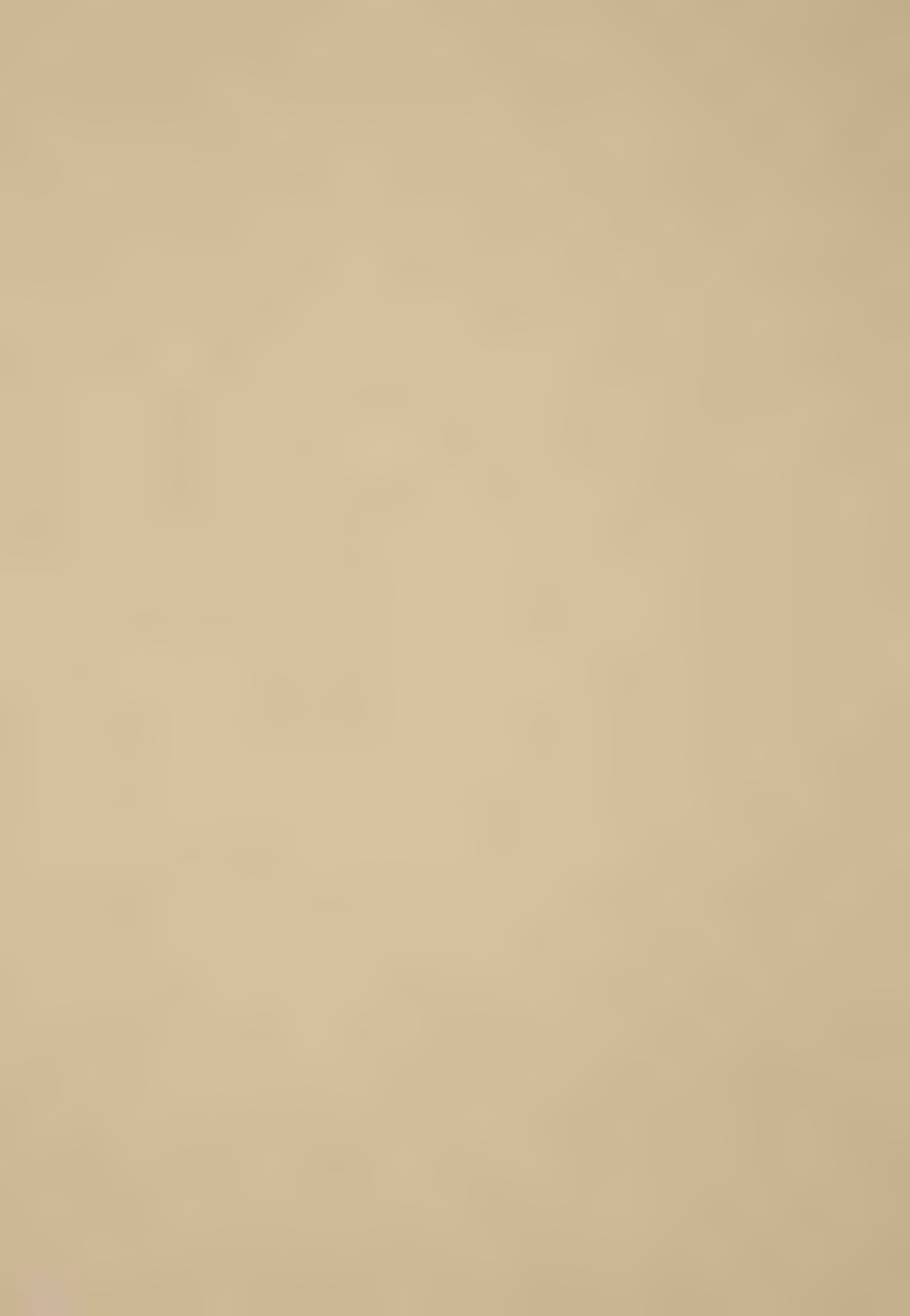
















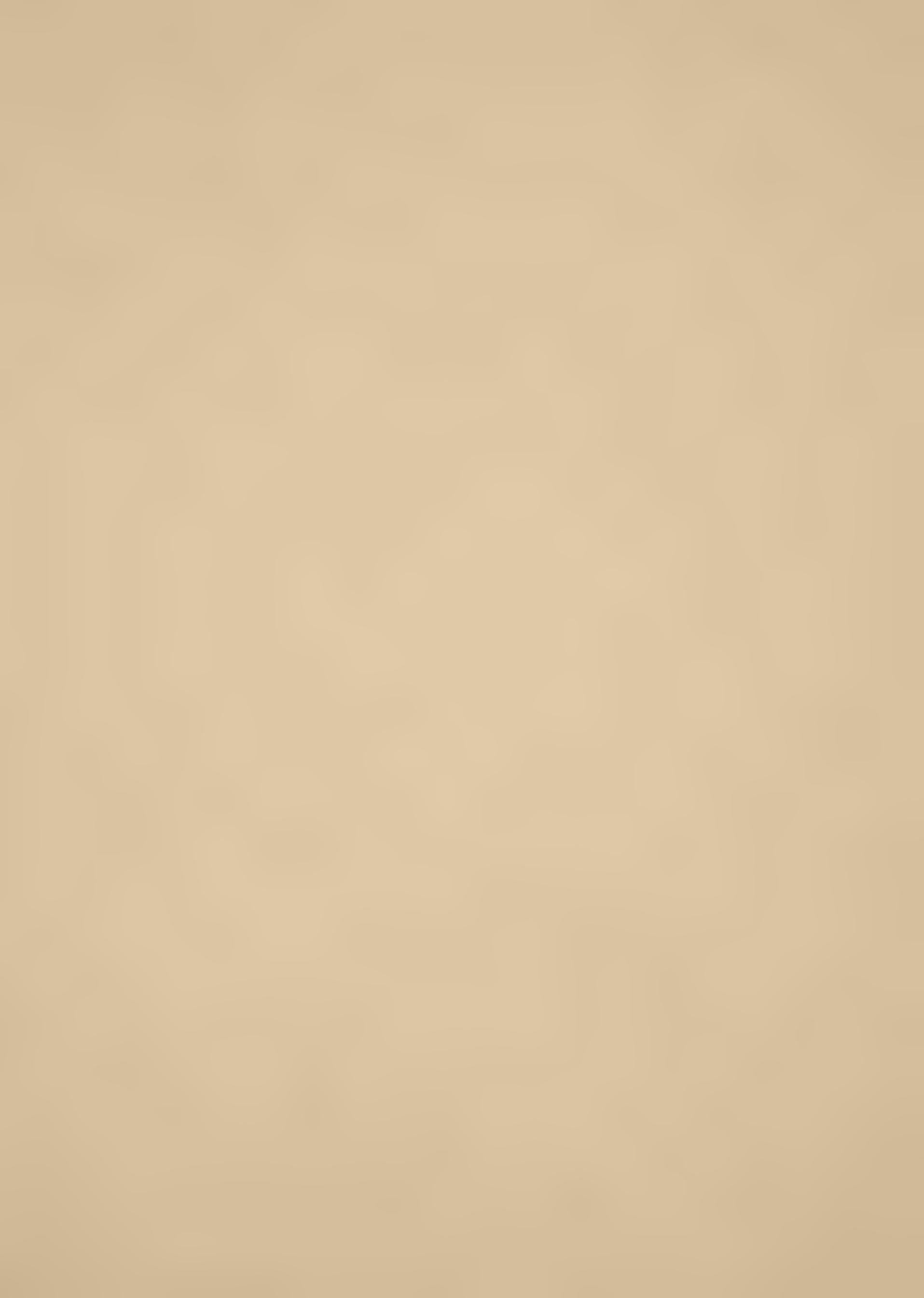




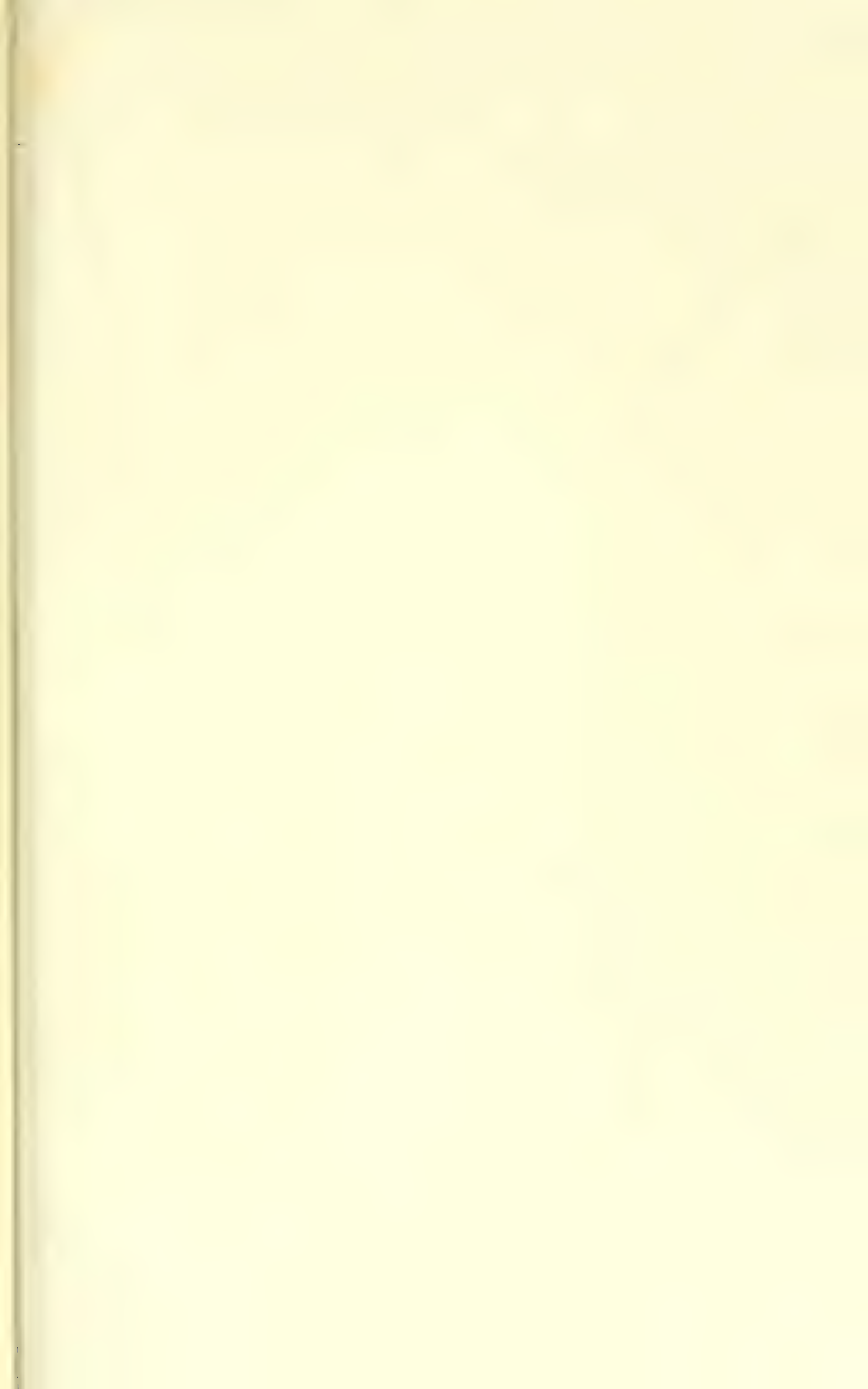






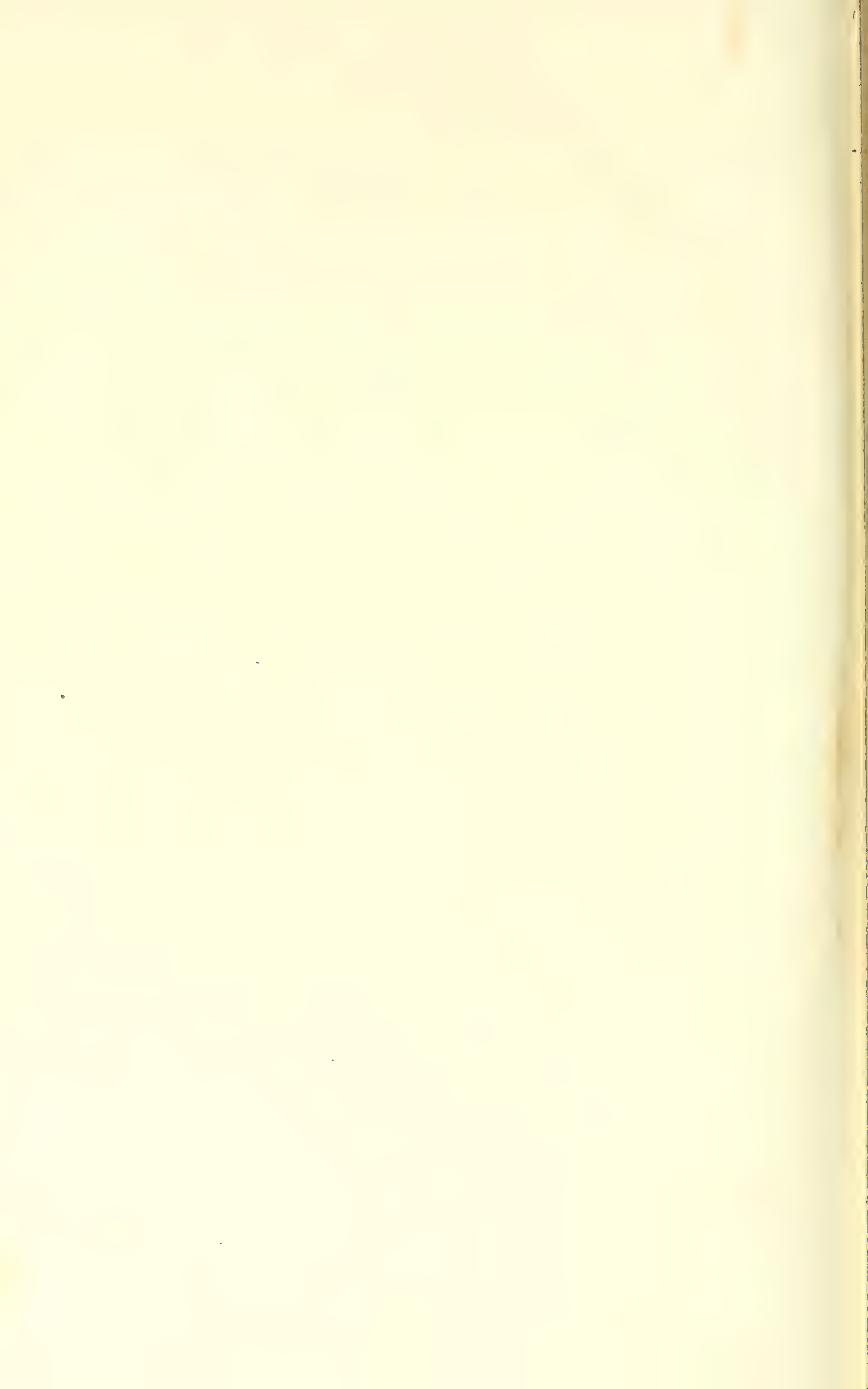






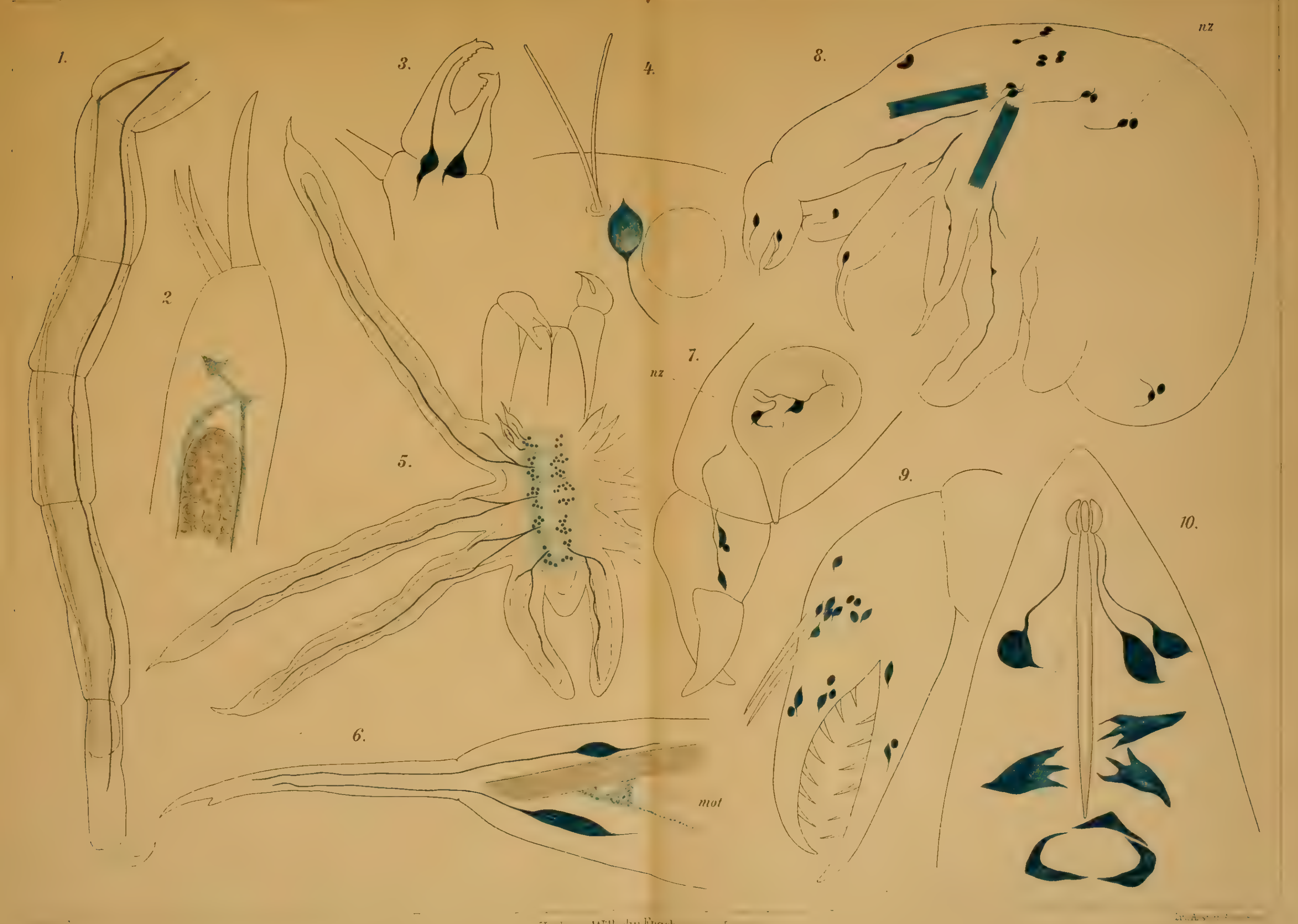










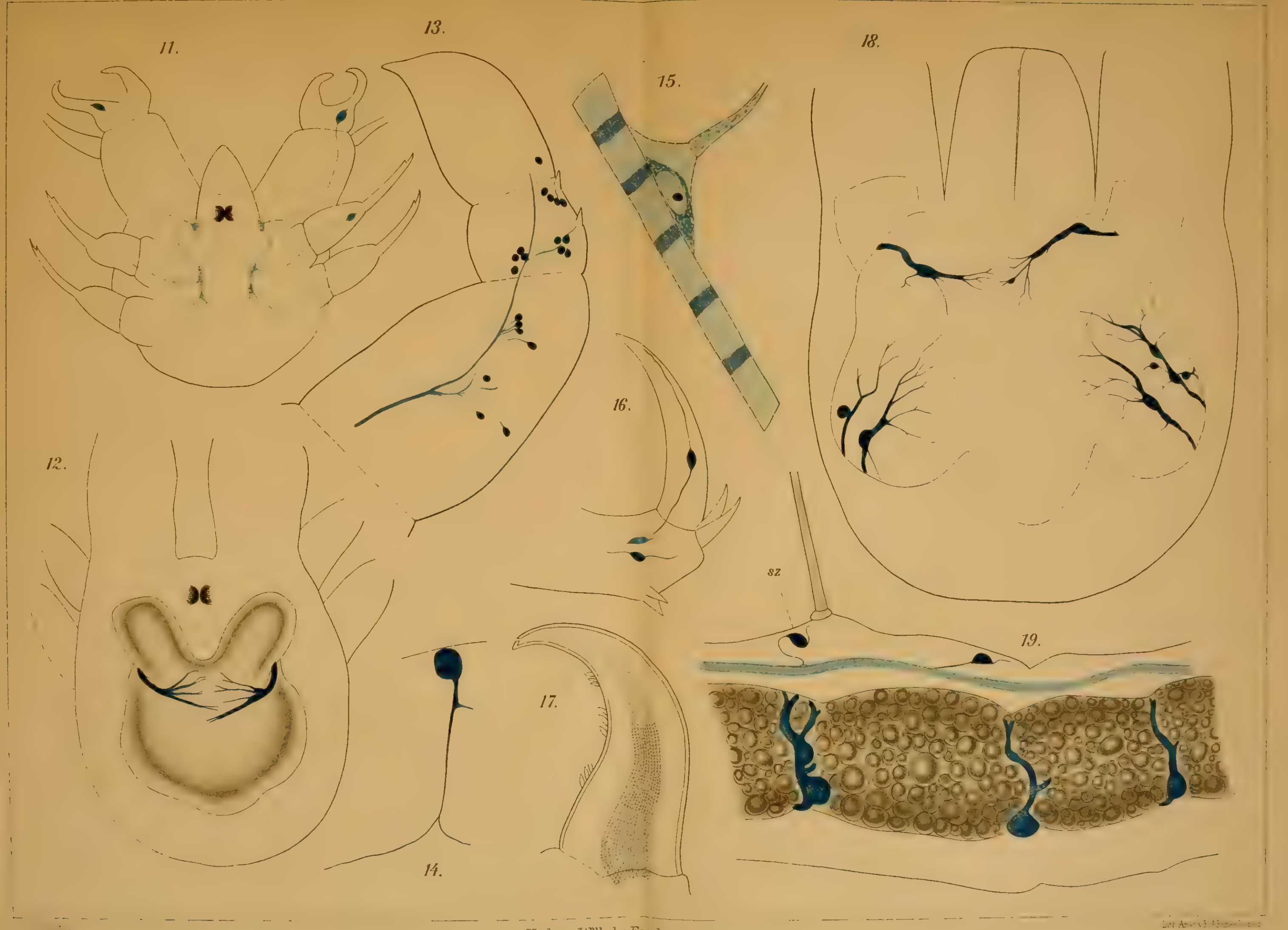


Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig









Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.









Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
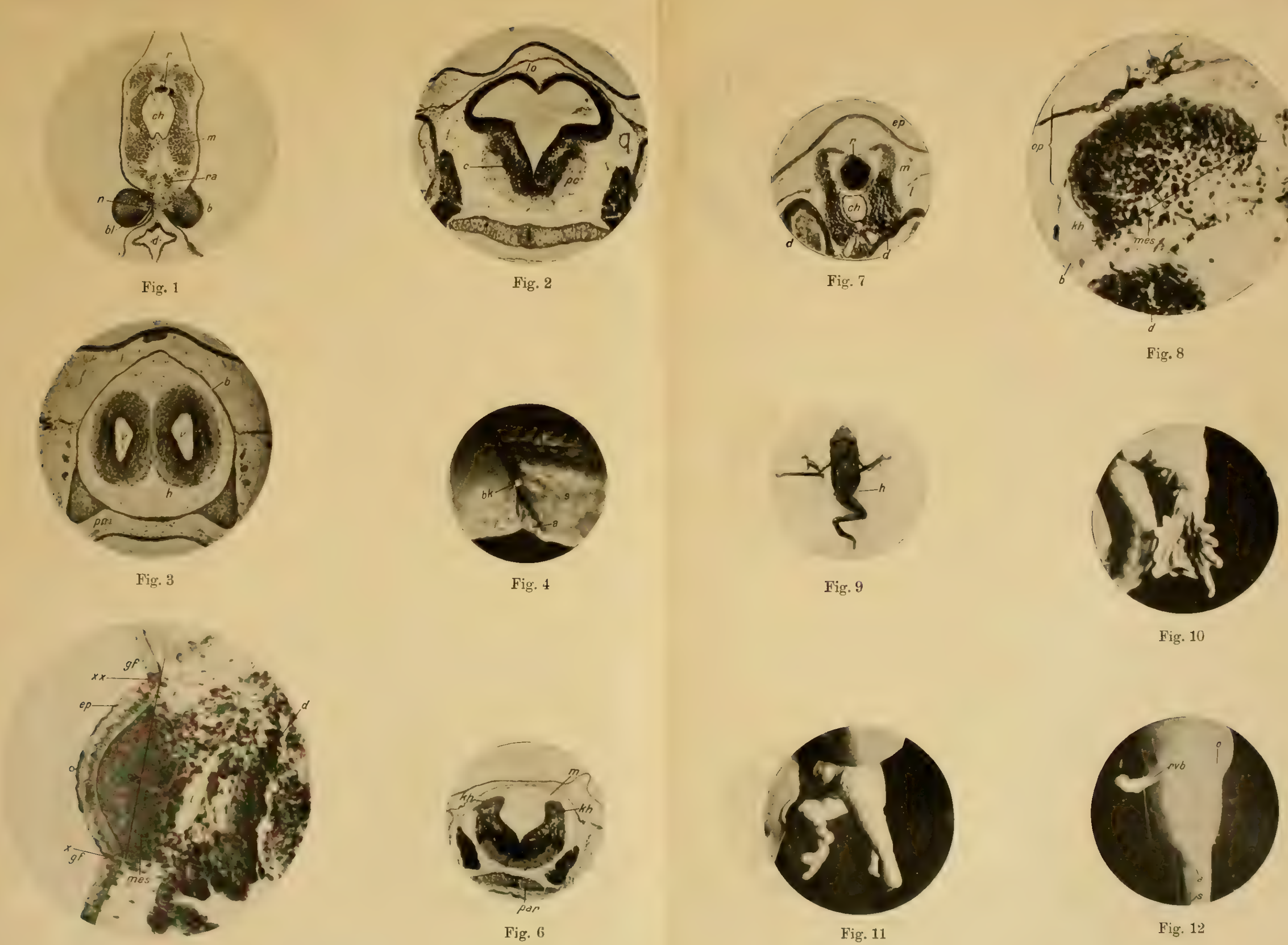




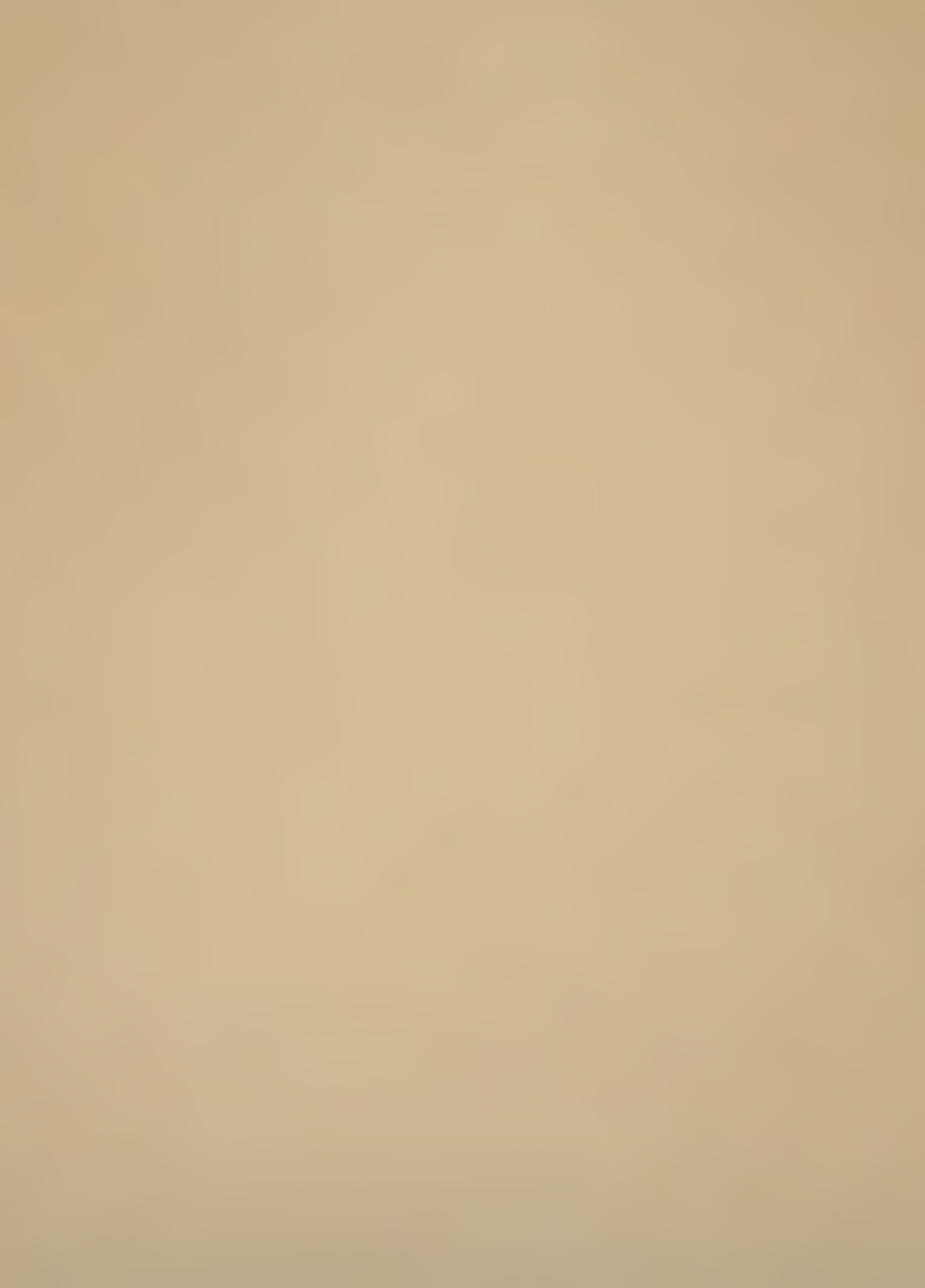




Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

Dürken.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

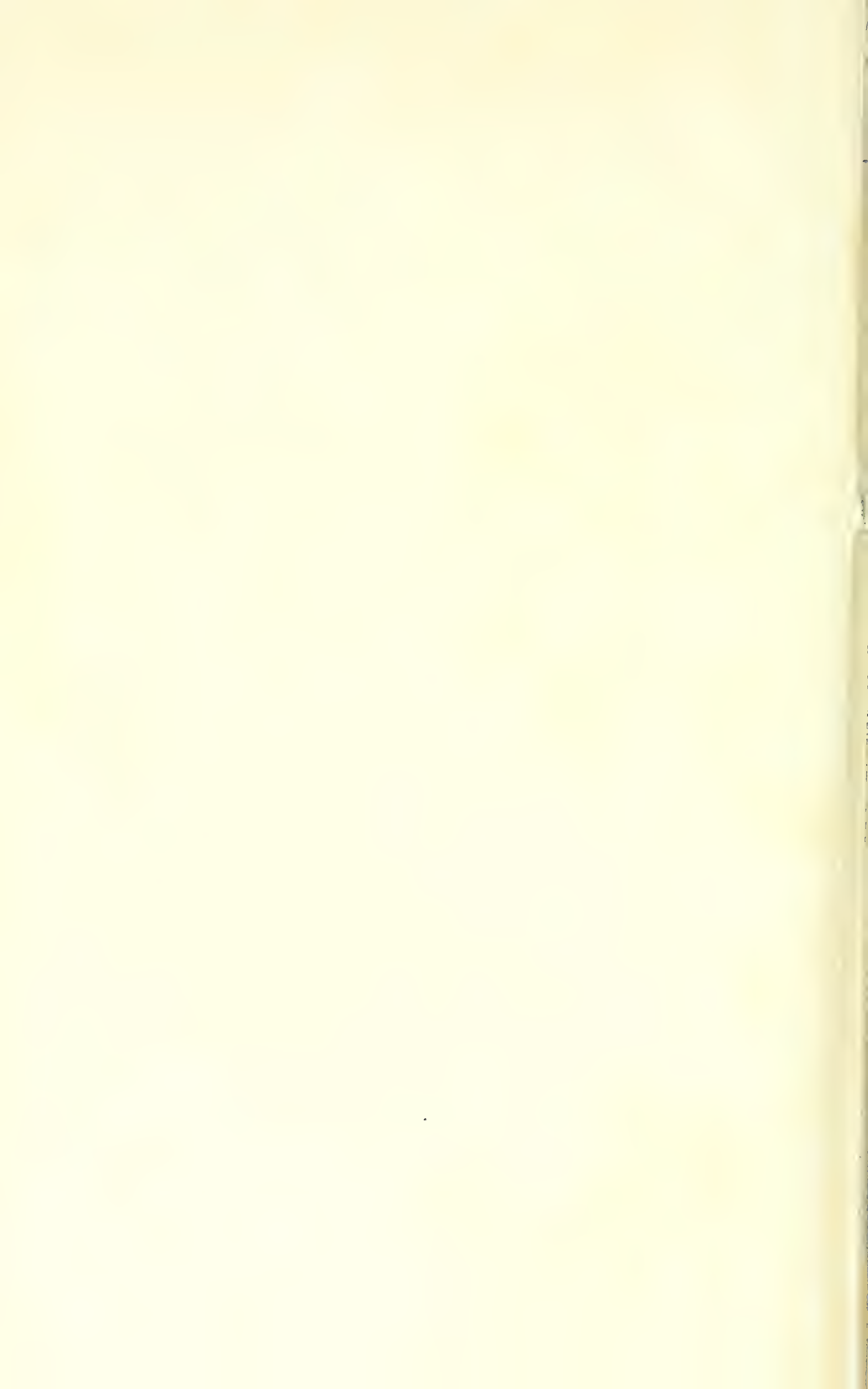
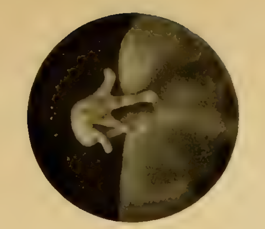
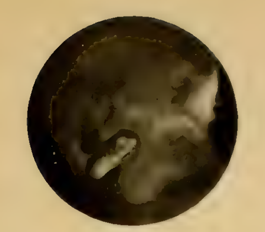


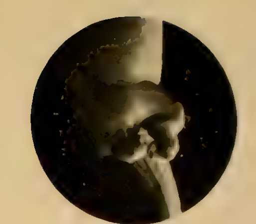





Fig. 13


Fig. 14


Fig. 19


Fig. 20

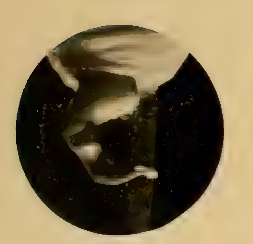

Fig. 15



Fig. 16

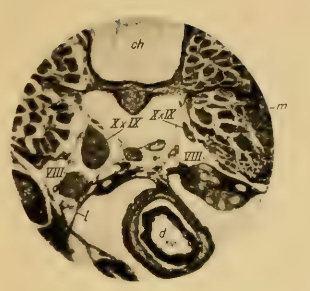


Fig. 21

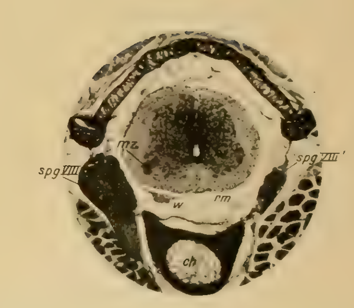


Fig. 22

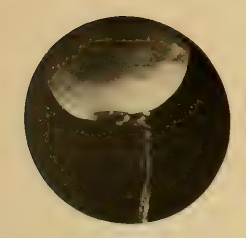

Fig. 17


Fig. 18

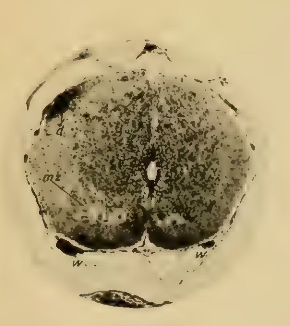


Fig. 23

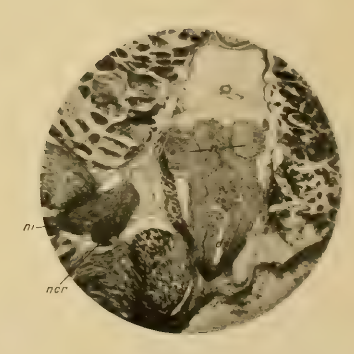


Fig. 24

Dürken.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.









Fig. 25 Fig. 26 Fig. 29 Fig. 30

Fig. 27 Fig. 28 Fig. 31 Fig. 32

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.









Fig. 33 Fig. 35 Fig. 37 Fig. 39

Fig. 34 Fig. 36 Fig. 40 Fig. 38

Dürken.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.








Fig. 41


Fig. 43


Fig. 42


Fig. 44

Dürken.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







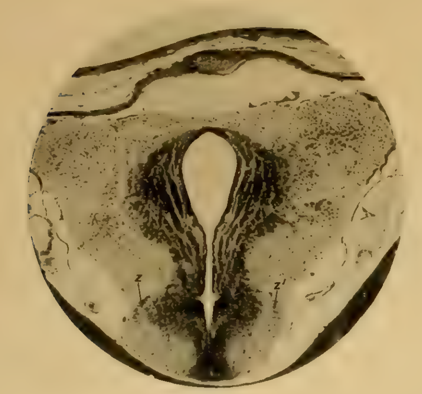


Fig. 45



Fig. 47

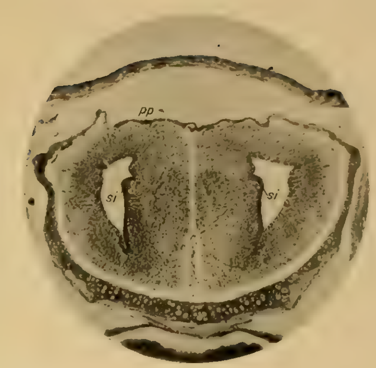


Fig. 48



Fig. 46



Fig. 49

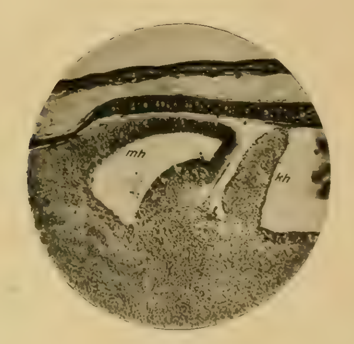


Fig. 50

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

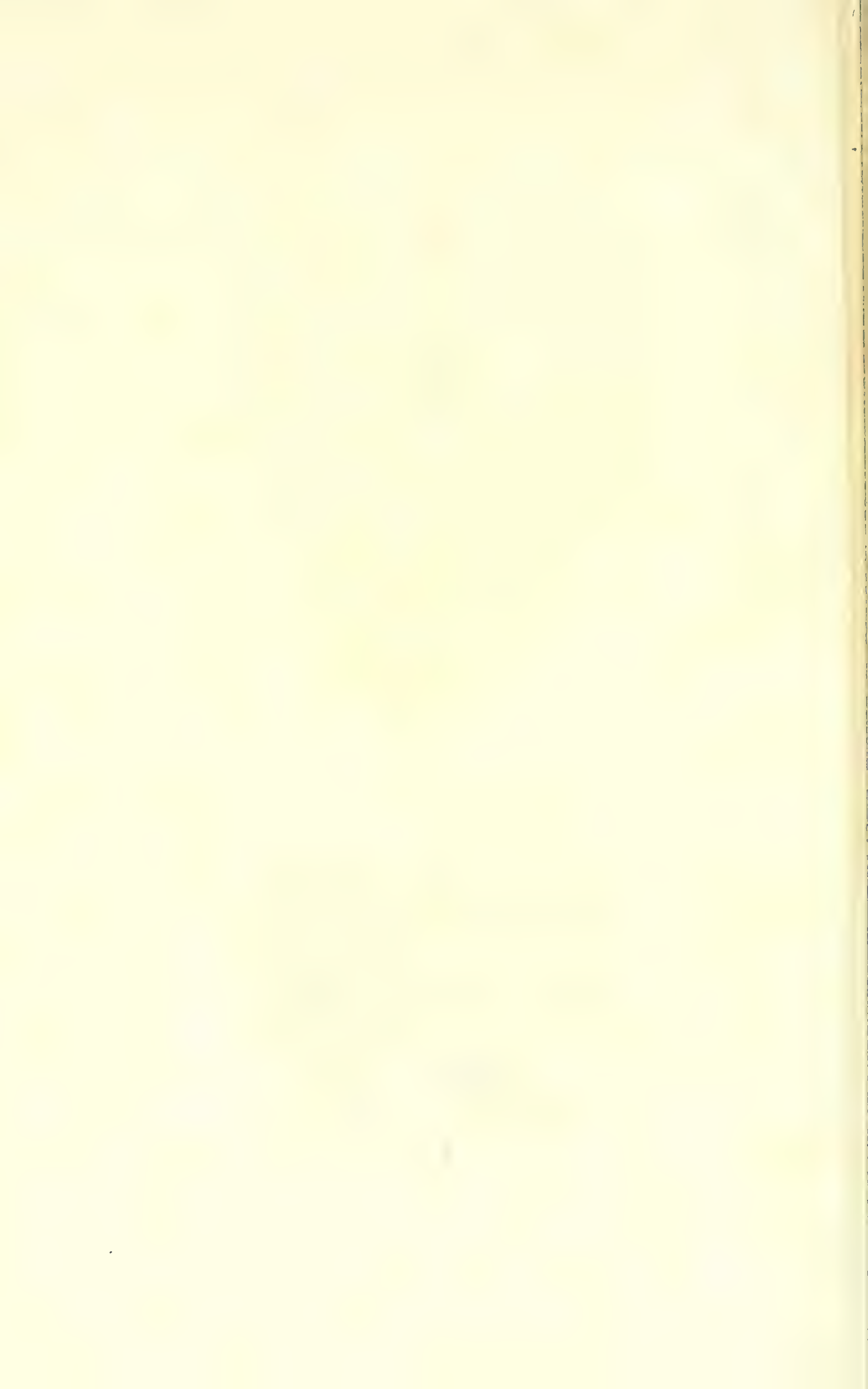
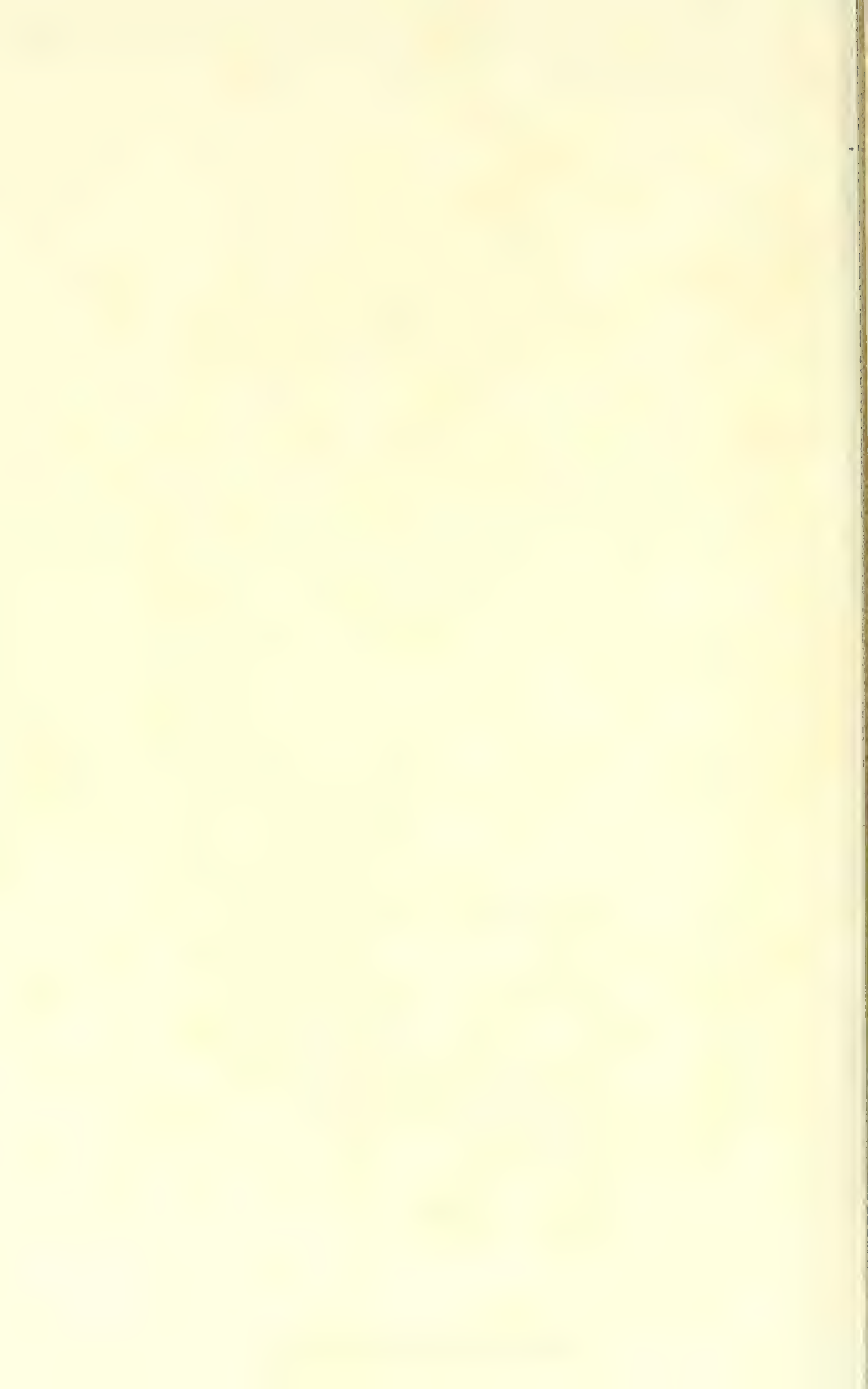




Fig. 51



Fig. 52







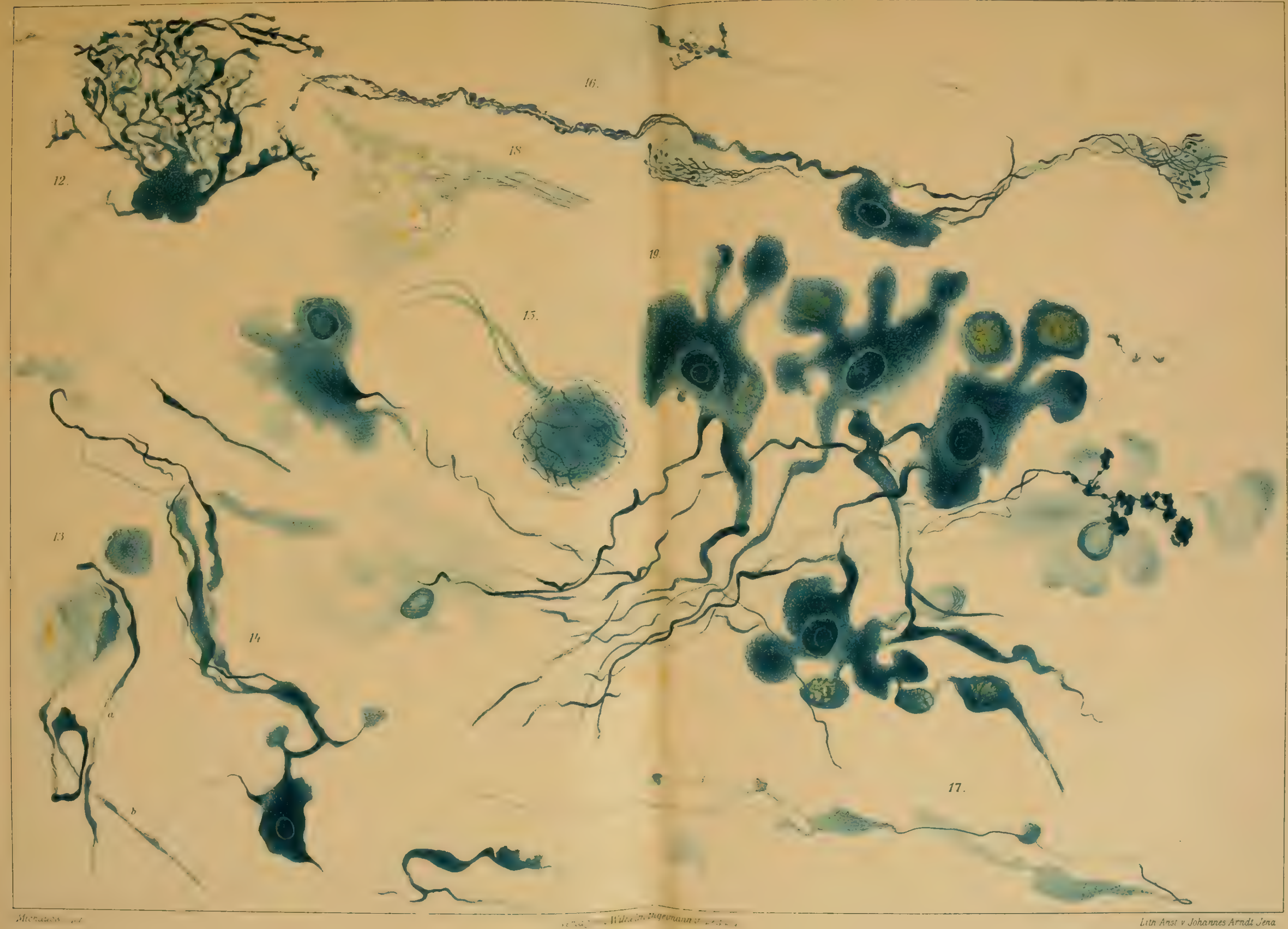


Michailow gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena









Michailow del.

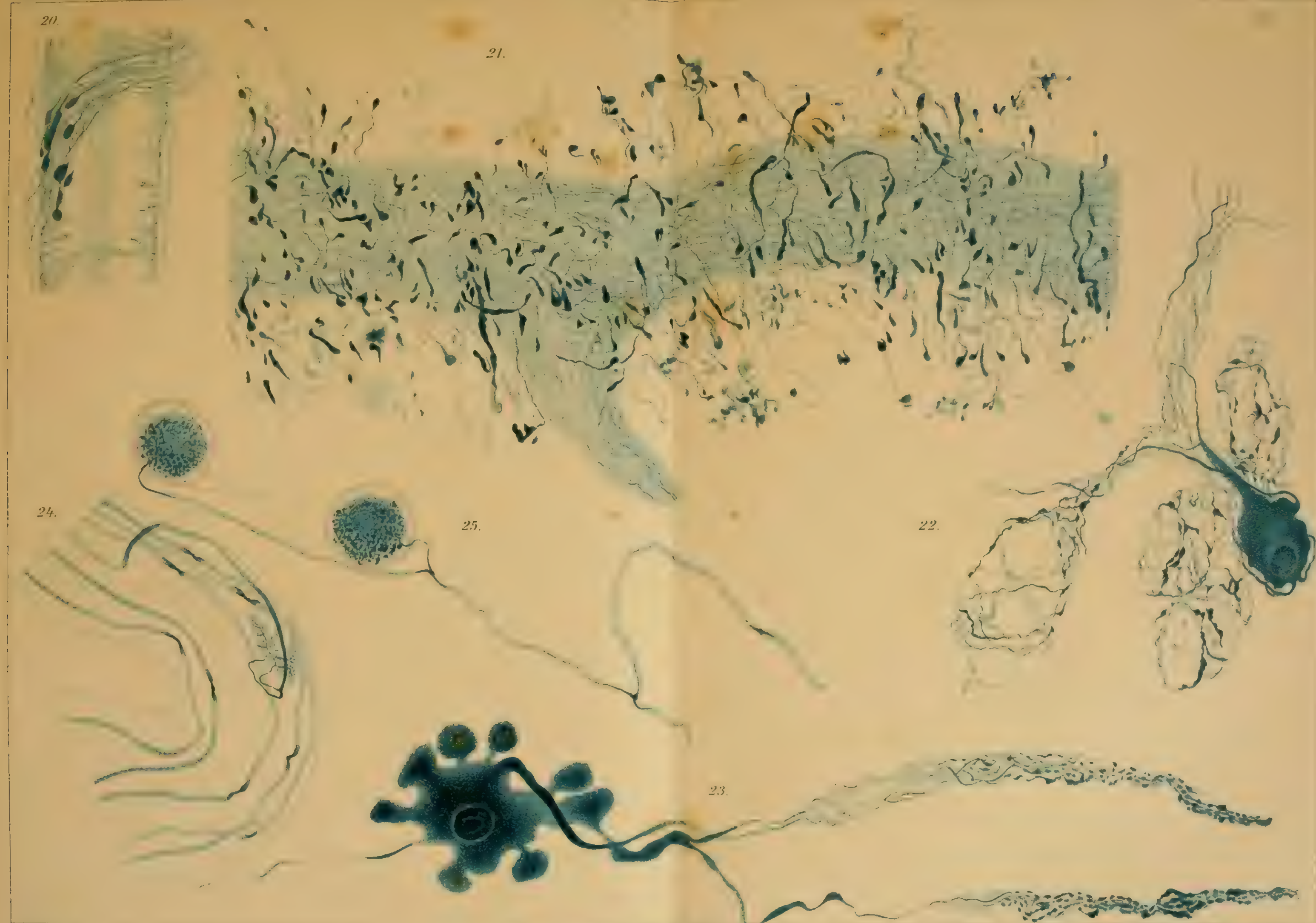
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.









Verlag von Wilhelm Engelmann



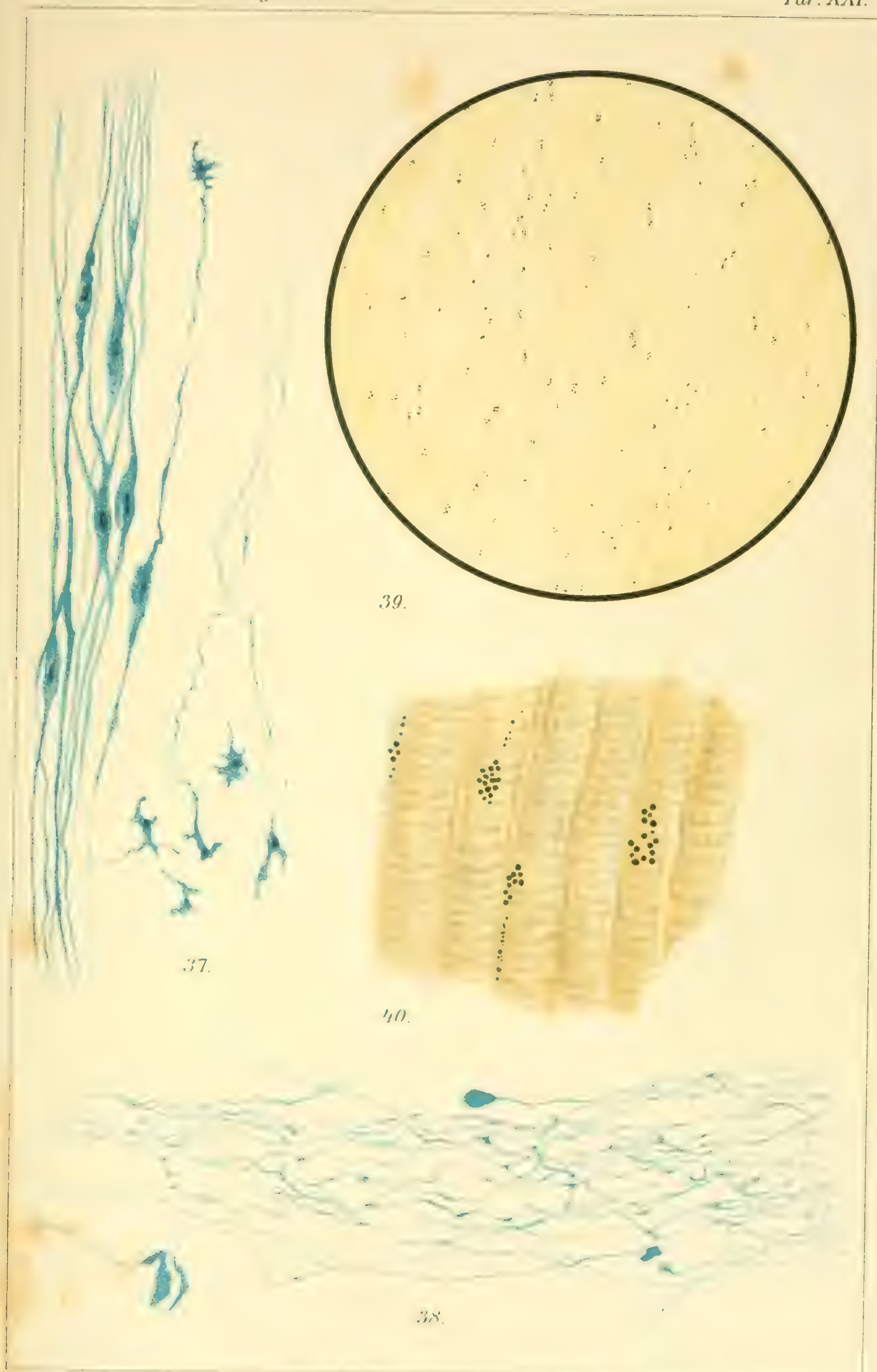


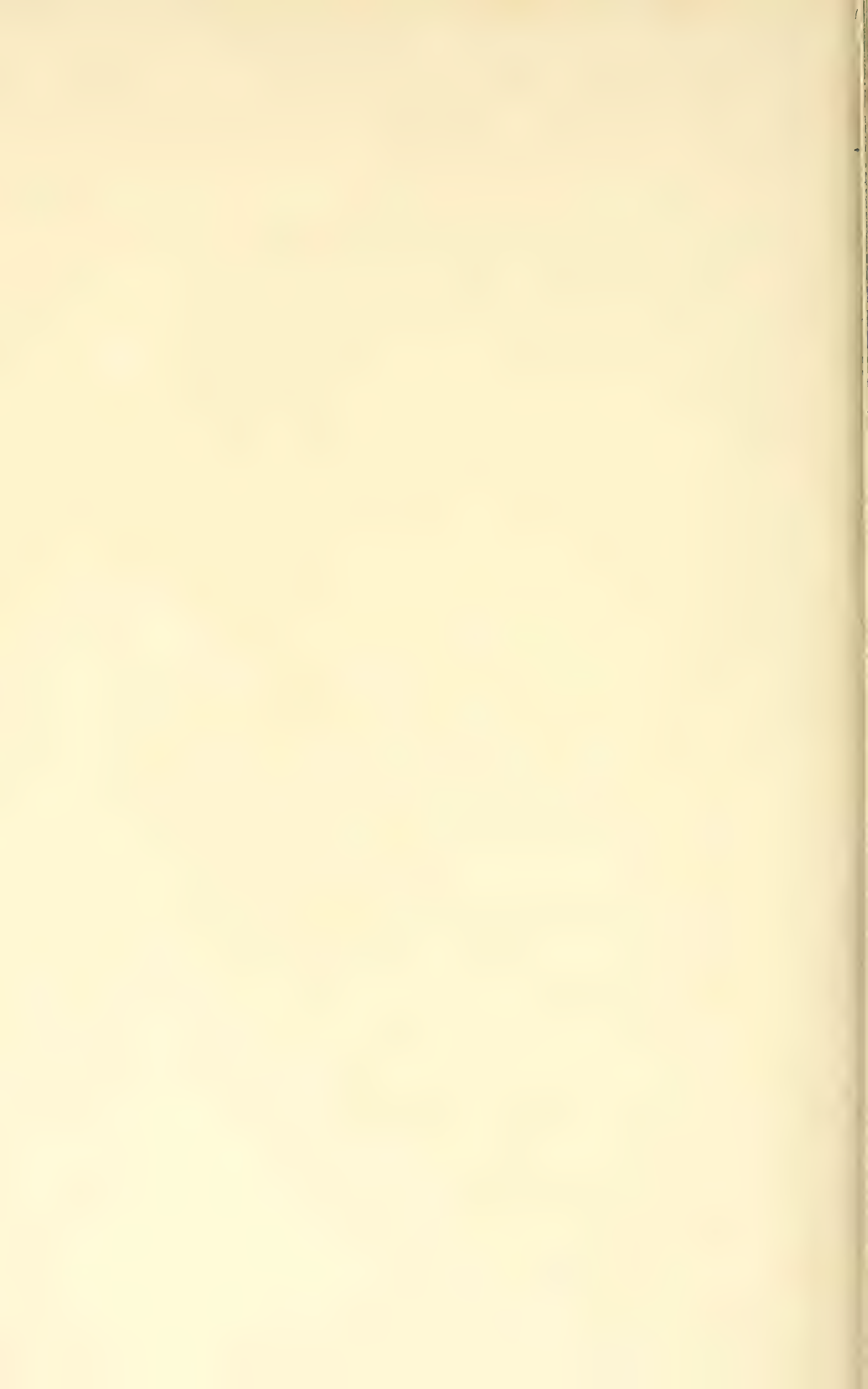




Wilhelm Engelmann




37.
39.
40.
38.
Michailow gez.







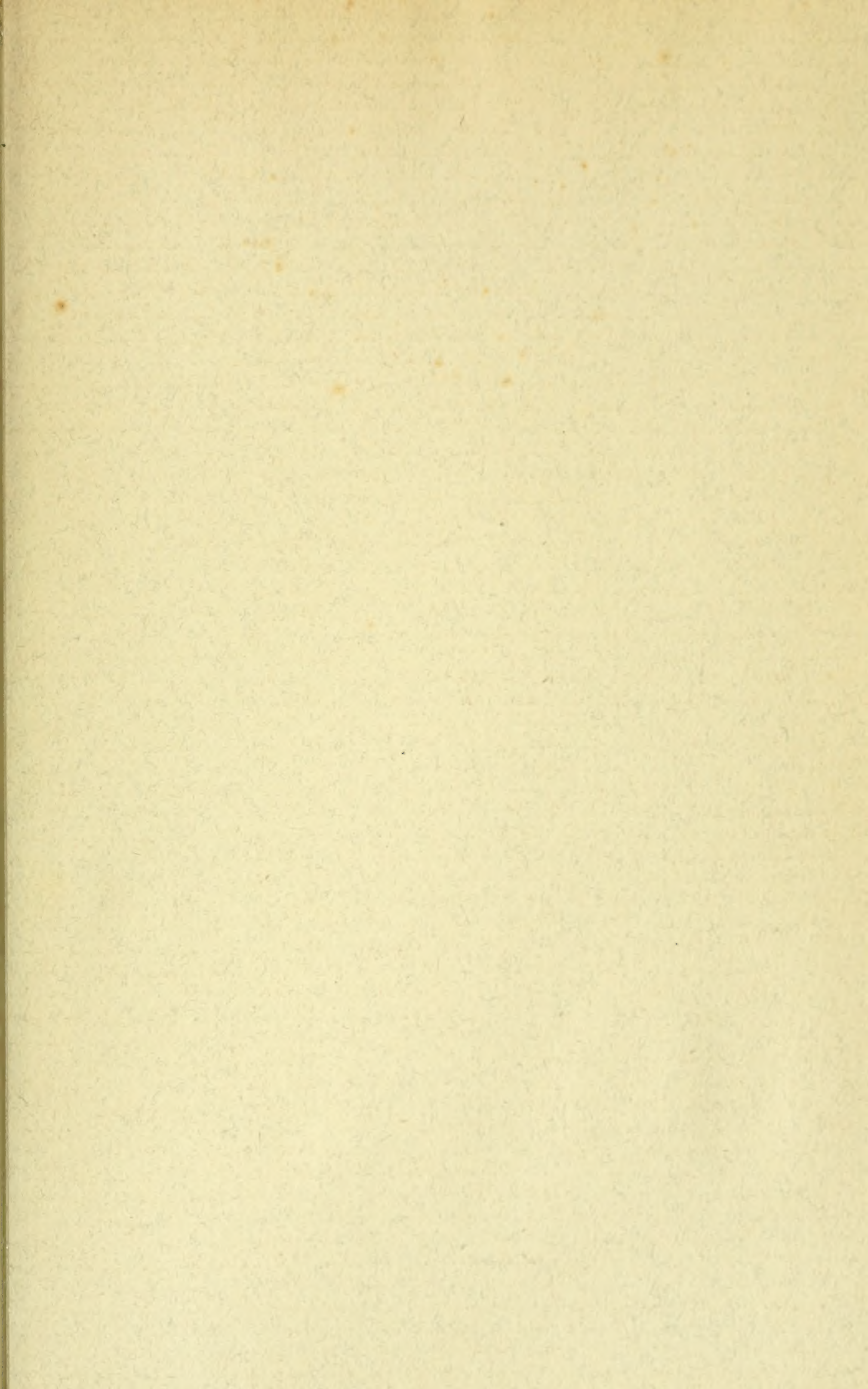


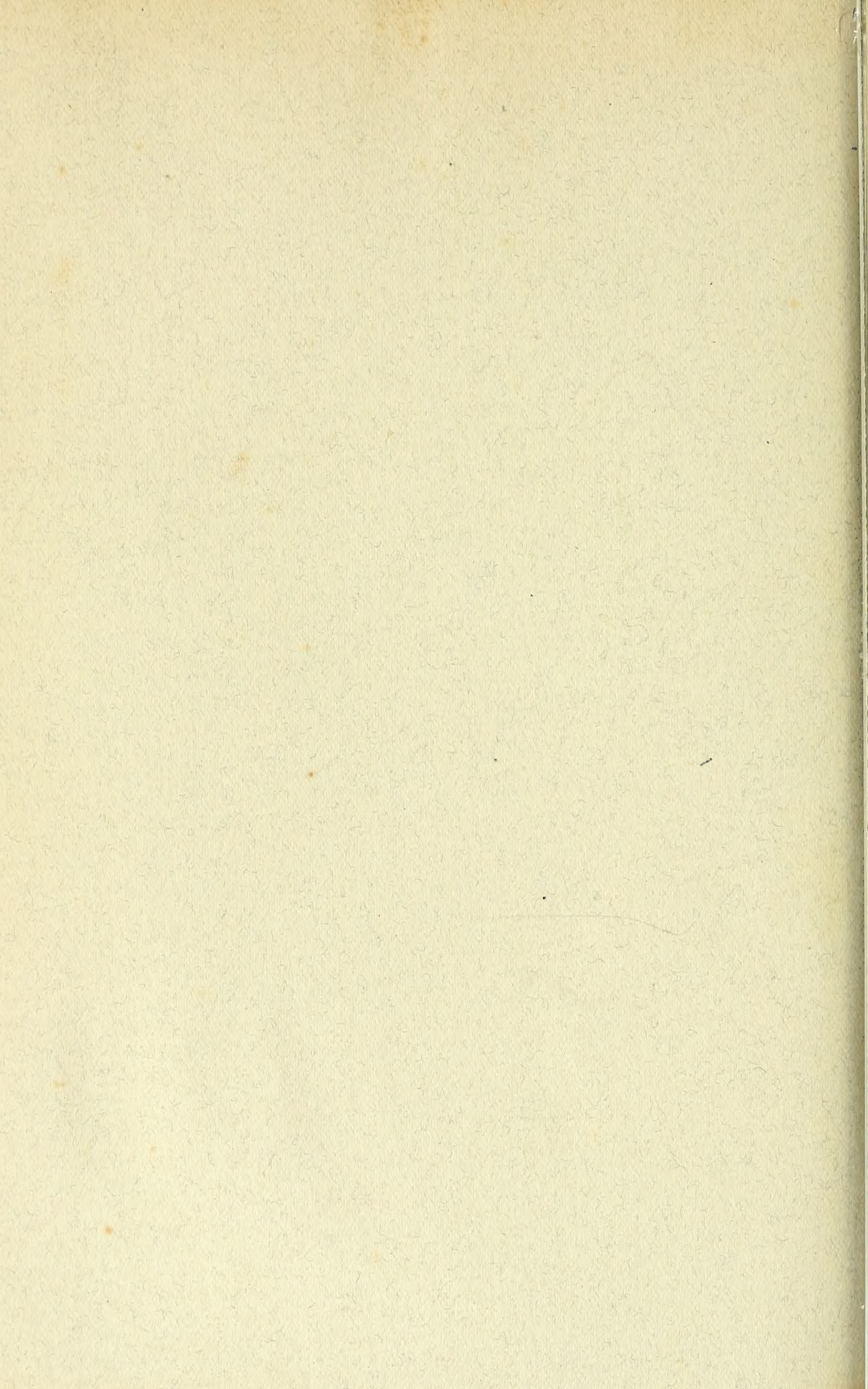
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

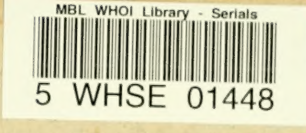











MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01448

